ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73
7
ИЮЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ ТОМ 73 (1988) № 7

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, A. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvii, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *В. В. Крайнева* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 8.04.88. Подписано к печати 30.06.88. М-38200. Формат бумаги 70×100$^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.70.
Усл. кр.-отт. 12.09. Уч.-изд. л. 13.53. Тираж 2165. Тип. зак. 317.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.3 : (582.935.2+582.972)

Н. Н. Андронова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВ *LOGANIACEAE* И *RUBIACEAE*

N. N. ANDRONOVA. COMPARATIVE EMBRYOLOGY OF *LOGANIACEAE* AND *RUBIACEAE*

Проведен сравнительно-эмбриологический анализ представителей семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae*. Эмбриологические характеристики обоих семейств дополнены новыми данными. Рассматривается вопрос об исходном типе семяпочки и эндосперма. Автор поддерживает точку зрения о первичности ортотропной семяпочки и нуклеарного эндосперма. Обсуждаются родственные связи мареновых в свете эмбриологических данных. Подтверждается целесообразность включения *Rubiaceae* в состав пор. *Gentianales*.

Небольшое (18 родов, по Lehmann, 1973) сем. *Loganiaceae* отличается значительной гетерогенностью, что дает основание для его подразделения на 6 триб (Lehmann, 1973, и др.), иногда на 7 подсемейств (Takhtajan, 1980). J. Hutchinson (1959, 1969) разбивает сем. *Loganiaceae* на несколько самостоятельных семейств и вместе с семействами *Buddlejaceae* и *Oleaceae* относит их к пор. *Loganiales*.

Очень крупное сем. *Rubiaceae* долгое время сближалось с сем. *Caprifoliaceae* и вместе с семействами *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*, часто с *Adoxaceae* и иногда с другими семействами составляло пор. *Rubiales* (Hallier, 1912; Bessey, 1915, и др.). После опубликования работ B. Verdcourt (1958), G. Wagenitz (1959) и других исследователей сем. *Rubiaceae* чаще относят к пор. *Gentianales*, считая его близкородственным сем. *Loganiaceae* (Тахтаджян, 1966; Thorne, 1976, 1983; Takhtajan, 1980; Dahlgren, 1983, и др.). Иногда сем. *Loganiaceae* включали в состав пор. *Rubiales* (Emberger, 1960). Некоторые систематики возводят сем. *Rubiaceae* в ранг самостоятельного пор. *Rubiales* (Soó, 1975, и др.).

Настоящее исследование предпринято с целью уточнения родственных связей мареновых и пополнения данных по эмбриологии слабоизученного в этом плане сем. *Loganiaceae*.

Для характеристики семейства за основу взята система А. Л. Тахтаджяна (1966; Takhtajan, 1980), в которой (так же как у Lehmann, 1973, и др.) роды *Buddleja*, *Polypremum* и некоторые другие отнесены к сем. *Buddlejaceae* пор. *Scrophulariales*. У G. Davis (1966) и В. А. Поддубной-Арнольди (1982) данные по этим родам включены в эмбриологическую характеристику сем. *Loganiaceae*.

Материал и методика

Из сем. *Loganiaceae* изучен монотипный род *Usteria*, входящий в состав подсем. *Antonioideae*. В эмбриологическом плане представители названного подсемейства ранее не изучались, поэтому полученные данные по развитию и строению эмбриональных структур *Usteria guineensis* являются интересными и для уточнения систематики сем. *Loganiaceae*. Эмбриологическая характеристика мареновых дополнена ранее не опубликованными данными (строение мужских

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1988 г.

генеративных структур у *Mussaenda frondosa*, некоторые данные по строению эмбриональных структур у *Hoffmannia discolor*, *Crossopteryx febrifuga*, *Gardenia erubescens*).

Материал для исследования собран автором в Республике Мали (*Usteria guineensis*, *Crossopteryx febrifuga*, *Thevetia neriifolia*, *Tylophora dagomeica*), а также Н. А. Бородиной (*Mussaenda frondosa*) и Г. В. Порубиновской (*Hoffmannia discolor*) в Главном ботаническом саду АН СССР, за что автор приносит им свою искреннюю благодарность. Для фиксации материала использована смесь Чемберлена. Препараты изготовлены по стандартной цитоэмбриологической методике. Толщина срезов варьировала от 9 до 15 мкм в зависимости от величины объекта. Окраска препаратов произведена гематоксилином, по Гейденгайну, фуксиносернистой кислотой, сафранином, по Картису, с подкраской светлым зеленым или алциановым синим. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа МБИ-3.

Строение и развитие эмбриональных структур у представителей семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae*

У представителей обоих семейств пыльники 4-гнездные, с одним проводящим пучком в связнике. У некоторых мареновых обнаружен многогнездный пыльник, формирующийся в результате образования поперечных перегородок в пыльцевых гнездах (Robbrecht, 1984, и др.).

Развитие стенки микроспорангия у видов сем. *Loganiaceae* до настоящего времени не исследовалось. У *Usteria guineensis* в недифференцированном зачатке пыльника под эпидермой располагается однородная меристематическая ткань. По мере роста пыльник приобретает 4-лопастную форму и начинается его дифференцировка. В субэпидермальном слое каждой лопасти вычленяются первичные археспориальные клетки, выделяющиеся более густой цитоплазмой и большей величиной клеток и ядер. В ходе дальнейшего развития первичные археспориальные клетки делятся периклинально с образованием первичных париетального и спорогенного слоев. Клетки спорогенного слоя в дальнейшем делятся митотически, образуя 4—5 слоев спорогенной ткани. Клетки первичного париетального слоя делятся периклинально, в результате чего образуются 2 вторичных париетальных слоя (рис. 1, *1*), каждый из которых делится периклинально с образованием эндотеция, двух средних слоев и тапетума (рис. 1, *2*; 2). Таким образом, сформированная стенка гнезда пыльника представлена 5 слоями: эпидермой, эндотецием, двумя средними слоями и секреторным клеточным тапетумом; развитие стенки микроспорангия идет по основному типу (классификация Davis, 1966). У остальных логаниевых сформированная стенка микроспорангия представлена 4—5 слоями, тапетум либо секреторный клеточный без реорганизации, либо с реорганизацией в амебоидный тапетум (у *Strychnos sansibariensis* и *Spigelia splendens*), у *Strychnos sansibariensis* наблюдался многослойный тапетум (Juel, 1915, цит. по: Bendre, 1975; Mohrbutter, 1936, и др.).

У мареновых стенка микроспорангия развивается по типу 2-дольных и состоит из 4—7 слоев клеток (перед мейозом): эпидермы, эндотеция, 1—4 средних слоев и 1—2 (редко нескольких) слоев тапетума (Fagerlind, 1937; Dublin, 1957; Bai Narmatha, Lakshmanan, 1984, и др.). Для мареновых характерен секреторный клеточный тапетум (рис. 3, *1*, *2*), реже наблюдается реорганизация тапетума (классификация О. П. Камелиной, 1980) в ложный периплазмодий и амебоидный тапетум или тенденция к реорганизации (Андронова, 1984а, и др.).

Клетки тапетума у исследованных видов обоих семейств обычно 1—2-ядерные, редко многоядерные (Faber, 1912; Mohrbutter, 1936; Fagerlind, 1937; Periasamy, Parameswaran, 1965, и др.). Тапетум в стенке микроспорангия развивается из париетального слоя; с внутренней стороны пыльцевого гнезда тапетум образуется из меристематических клеток связника. У видов рода *Strychnos*

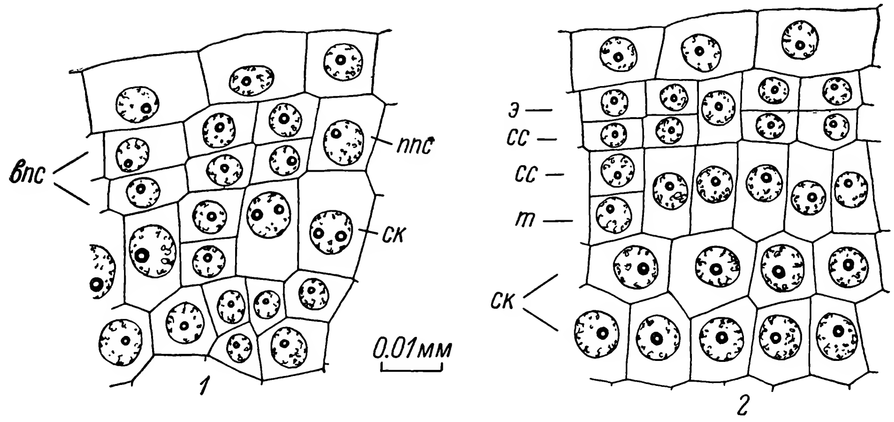


Рис. 1. Развитие стенки микроспорангия у *Usteria guineensis* (*Loganiaceae*).

1 — формирование вторичных париетальных слоев; *2* — формирование эндотеция, средних слоев и тапетума. *ппс* — первичный париетальный слой, *впс* — вторичный париетальный слой, *э* — эндотеций, *сс* — средний слой, *т* — тапетум, *ск* — спорогенные клетки.

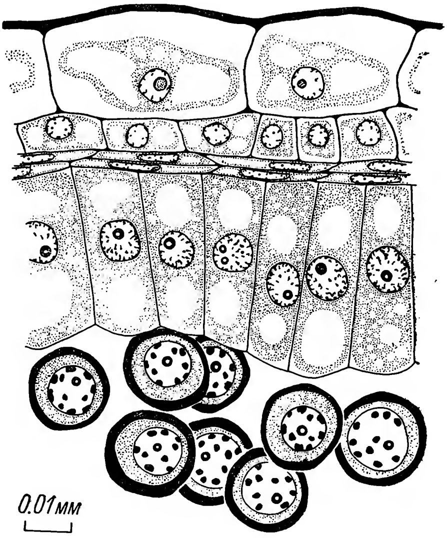


Рис. 2. Строение стенки микроспорангия на стадии профазы мейоза в микроспороцитах у *Usteria guineensis* (*Loganiaceae*).

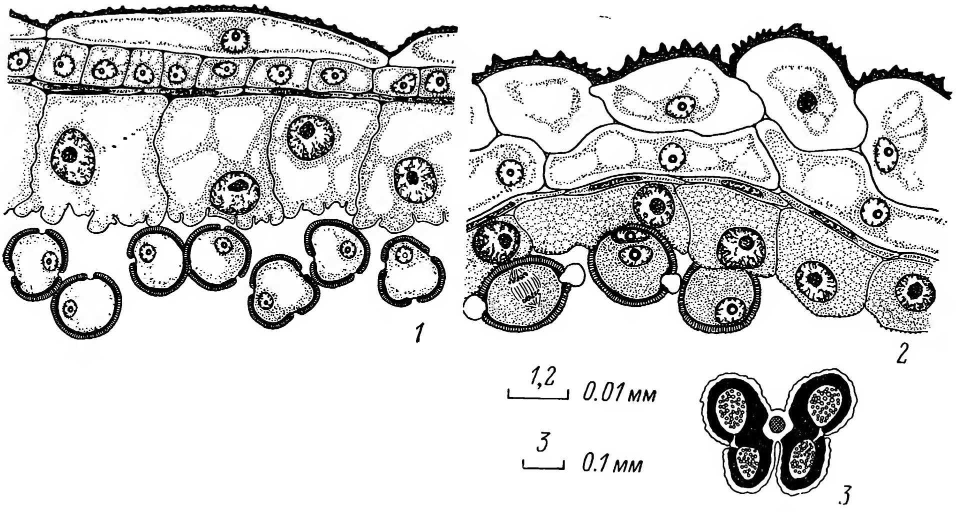


Рис. 3. Строение пыльника у *Mussaenda frondosa* (*Rubiaceae*).

1 — продольный срез участка пыльцевого гнезда на стадии вакуолизированных 1-ядерных микроспор; *2* — поперечный срез участка пыльцевого гнезда при формировании 2-клеточной пыльцы; *3* — схематичный поперечный срез пыльника перед вскрыванием (фиброзные слои выделены черным цветом).

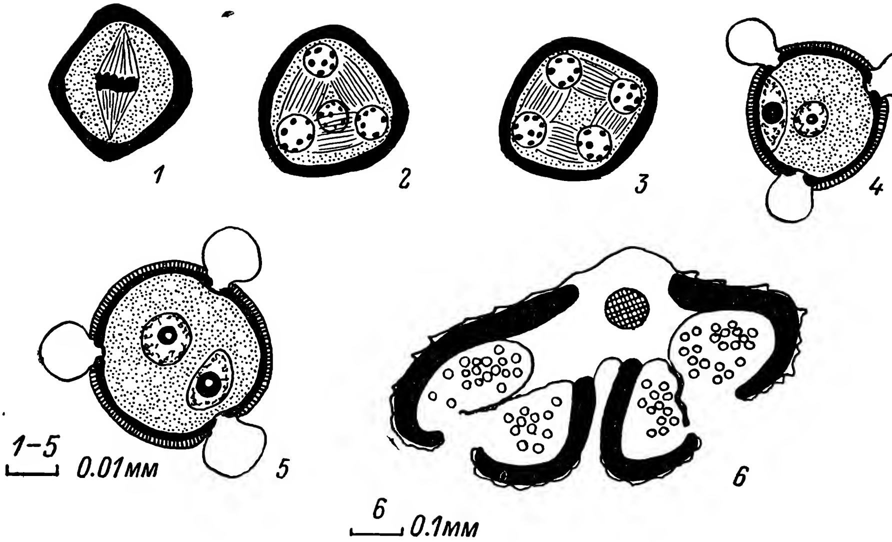


Рис. 4. Мейоз в микроспороцитах (*1—3*), развитие пыльцы (*4—5*) и строение пыльника (*6* — схематично) после вскрывания (черной полосой выделены фиброзные слои) у *Usteria guineensis* (*Loganiaceae*).

сем. *Loganiaceae* клетки тапетума вдаются в спорогенную ткань, разделяя последнюю (Maheshwari Devi, 1971, цит. по: Bendre, 1975).

Цитокинез при мейозе симультанного типа (рис. 4, *1—3*) у представителей обоих семейств, за исключением *Morinda citrifolia* из сем. *Rubiaceae*, у которого обнаружен сукцессивный тип; тетрады микроспор тетраэдрические и изобилатеральные у видов сем. *Loganiaceae*, в том числе у *Usteria guineensis*, и тетраэдрические, крестообразные, изобилатеральные, ромбовидные у видов сем. *Rubiaceae* (Ramam, 1954; Venkateswarlu, Rajeswara Rao, 1958; Periasamy, Parameswaran, 1965, и др.). Пыльца 2—3-клеточная в обоих семействах, у видов сем. *Rubiaceae* пыльца иногда в тетрадах, редко в полиадах (Brewbaker, 1967; Bendre, 1975; Verdcourt, 1976, Mathew, Philip Omana, 1986, и др.).

При созревании пыльцы в клетках эндотеция образуются фиброзные утолщения, за исключением *Hydrophylax maritima* из сем. *Rubiaceae* (Ganapathy, 1956, цит. по: Venkateswarlu, Rajeswara Rao, 1958; Shivaramiah, S. Rajan, 1973, 1979; Bendre, 1975; Bai Narmatha, Lakshmanan, 1984, и др.). У видов сем. *Rubiaceae* фиброзные утолщения образуются и с внутренней стороны микроспорангия, в клетках связника; в результате этого фиброзные слои практически окружают микроспорангии (рис. 3, *3*; 5, *2*; 6, *2*). У представителей сем. *Rubiaceae* с многослойной стенкой пыльника фиброзные утолщения формируются и в клетках 1—2 средних слоев. У *Usteria guineensis* фиброзный слой, располагаясь с внешней стороны микроспорангия (эндотеций), продолжается небольшой полоской в связнике (рис. 4, *6*).

Семяпочки у большинства изученных логаниевых анатропные (Mohrbutter, 1936; Yamazaki, 1963; Bendre, 1975, и др.). Гемианатропная семяпочка обнаружена у представителей рода *Spigelia* (Juel, 1915, цит. по: Bendre, 1975). У *Usteria guineensis* семяпочка немного варьирует по форме, чаще она анакампилотропная, иногда переходная между анакампилотропной и анатропной.

У видов сем. *Rubiaceae* чаще наблюдаются гемианатропные (в том числе у *Mussaenda frondosa*) и анатропные семяпочки, реже встречаются другие типы семяпочек (амфитропная, переходная между ортотропной и амфитропной, цирцинотропная, гипертропная (Lloyd, 1902; Faber, 1912; Raghavan, Rangaswamy,

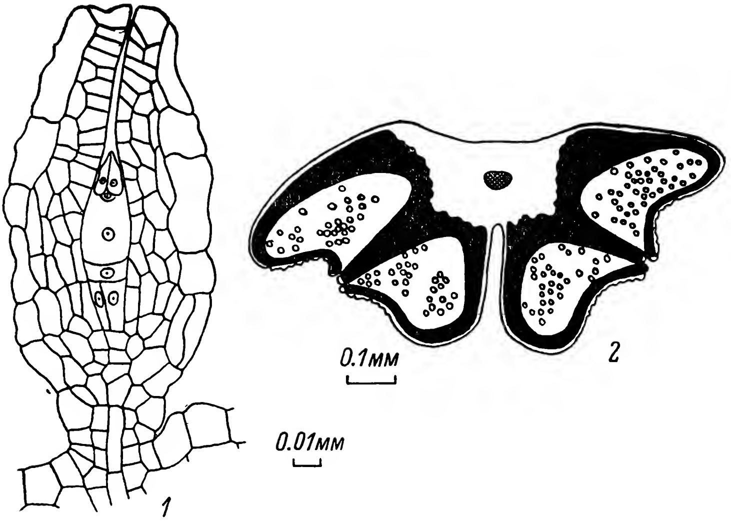


Рис. 5. Семяпочка (*1*) и пыльник (*2* — схематично) у *Hoffmannia discolor* (*Rubiaceae*). Черным выделены фиброзные слои.

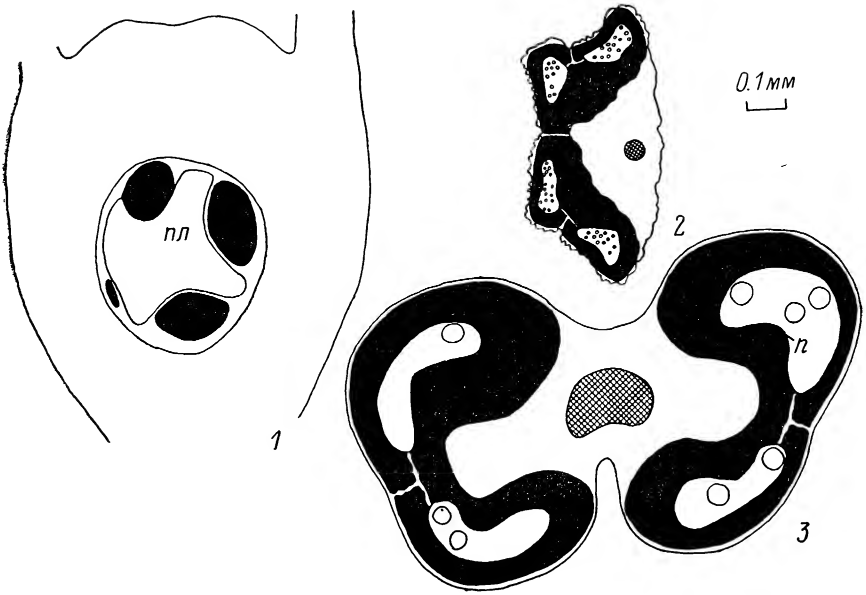


Рис. 6. «Полупогруженные» в плаценту семяпочки (выделены черным) на тангентальном срезе завязи (*1* — схематично) и поперечный срез (*2* — схематично) пыльника (черным выделены фиброзные слои) у *Crossopteryx febrifuga* (*Rubiaceae*); поперечный срез (*3* — схематично) пыльника (черным выделены фиброзные слои) у *Thevetia neriifolia* (*Apocynaceae*). *пл* — плацента, *п* — плацентоид.

1941; Андронова, 1972, и др.)). Особенного внимания заслуживает обнаруженная у *Hoffmannia discolor* из сем. *Rubiaceae* ортотропная семяпочка (рис. 5, *1*).

До сих пор остается дискуссионным вопрос о том, какая форма семяпочки (ортотропная или анатропная) является исходной (Савченко, 1973; Bouman, 1984, и др.). Иногда за исходную форму принимают анатропную семяпочку вследствие ее широкого распространения среди цветковых, в том числе у примитивных семейств (Netolitzky, 1926, цит. по: Савченко, 1973; Тахтаджян, 1966, 1980, и др.). Многие морфологи считают анцестральной ортотропную семяпочку, так как она имеется у некоторых примитивных покрытосеменных; данную форму или близкую к ней имеют в процессе развития семяпочки всех остальных типов, при изгибании семяпочки микропиле оказывается ближе к проводниковой ткани, расположенной на плаценте или фуникулусе (Козо-Полянский, 1922; Поддубная-Арнольди, 1964, 1982; Савченко, 1973, и др.). Кроме того, следует обратить внимание на степень развития фуникулуса у данных семяпочек. У ортотропных семяпочек фуникулус короткий или совсем отсутствует, у анатропных он всегда достаточно крупный. Формируется фуникулус в результате деятельности интеркалярной меристемы. Но именно «интеркалярные разрастания, требующие особенно тонко отработанной генетической регуляции, становятся по существу дополнительным органообразовательным фактором, присущим наиболее эволюционно подвинутым таксонам и создающим разнообразие структурных форм цветка и соцветия» (Лодкина, 1984 : 93). И, очевидно, именно благодаря появлению в семяпочке интеркалярных меристем стало возможным формирование анатропной семяпочки и некоторых других ее форм. Скорее всего, предковые формы имели очень короткий фуникулус и были ортотропными. Данный вывод подтверждается изучением формы семяпочки у видов сем. *Rubiaceae*.

В пределах этого семейства эволюция семяпочки шла, по-видимому, по пути разрастания фуникулуса. Наиболее прогрессивные трибы мареновых — *Rubieae* и *Anthospermaeae* (Hutchinson, 1969; Kirkbride, Garcia, 1982, и др.) — характеризуются анатропными семяпочками. У изученных представителей *Gardenieae*, древнейшей трибы семейства (Hutchinson, 1969; Keddam-Malplanche, 1985), семяпочки гемианатропные, причем у *Gardenia erubescens* (настоящее исследование) фуникулус очень короткий. K. Schumann (1891) относил к *Gardenieae* и род *Hoffmannia* (с ортотропной семяпочкой). Известный исследователь сем. *Rubiaceae* Verdcourt (1958) считает, что распространение семейства свидетельствует о его древности. Древность таксона может быть подтверждена его гетеробатмией и разнообразием признаков (Тахтаджян, 1966; Левина, 1971, и др.). Оба критерия подтверждают точку зрения Verdcourt. Действительно, сем. *Rubiaceae* очень разнообразно, в нем представлены различные жизненные формы (деревья, кустарники, крупные малоодревесневшие растения, лианы, подушковидные растения, полукустарники, травы, эпифиты, в том числе суккулентные (*Hillea*); цветки одиночные или в соцветиях, обоеполые и однополые, однодомные и двудомные, зоофильные и анемофильные, обычно актиноморфные, реже зигоморфные и т. д. (Verdcourt, 1958, 1976; Тахтаджян, 1966; Hutchinson, 1969; Puff, 1982, и др.)).

Для сем. *Rubiaceae* характерны как эволюционно продвинутые признаки (нижняя завязь, спайнолепестный венчик, чаще 1-лакунный узел, развитие суспензорных и антиподальных гаусторий, часто очень сильная редукция нуцеллуса и т. д.), так и примитивные (простые, обычно цельные листья, прилистники, часто многоклеточный женский археспорий, обычно отсутствие эндотелия, наличие эндосперма в семенах и т. д. (Wagenitz, 1959; Имс, 1964; Тахтаджян, 1966; Verdcourt, 1976, и др.)). Таким образом, о древности мареновых свидетельствуют их распространение, разнообразие признаков и гетеробатмия семейства.

В таком древнем разнообразном семействе могла сохраниться анцестраль-

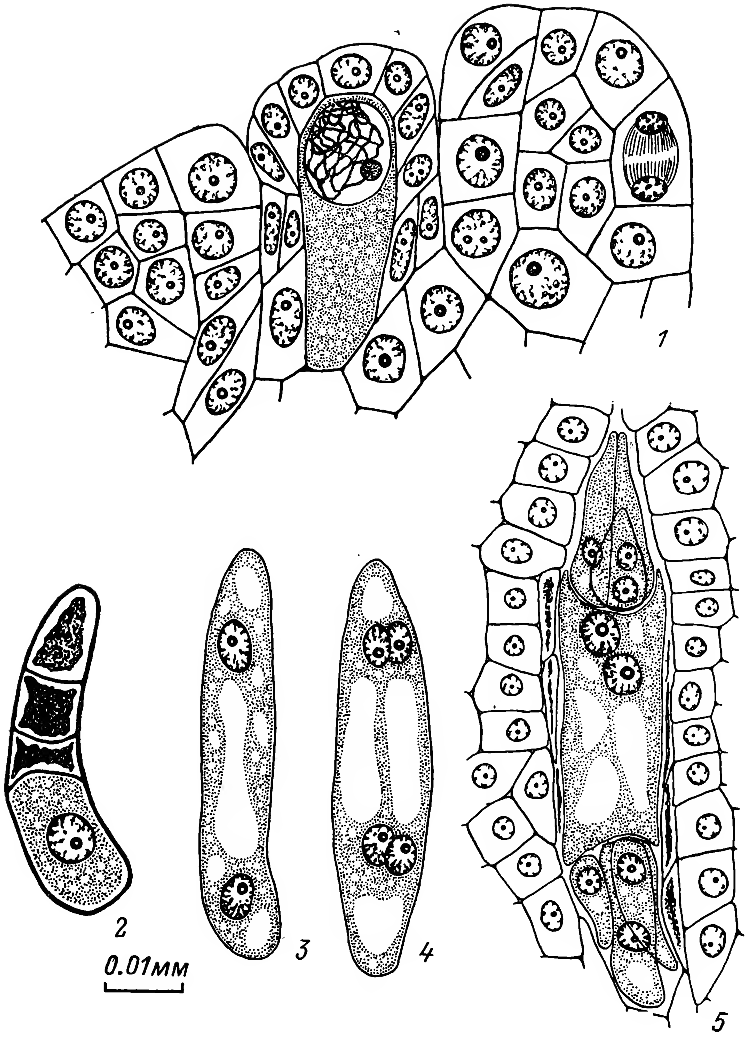


Рис. 7. Мегаспорогенез (*1—2*) и развитие зародышевого мешка (*3—5*) у *Usteria guineensis* (*Loganiaceae*).

ная форма семяпочки, хотя структура ее, без сомнения, прогрессировала в ходе эволюции.

Для большинства представителей сем. *Rubiaceae* характерно формирование различных обтураторов (плацентарных, плодолистиковых, фуникулярных, интегументальных (Faber, 1912; Fagerlind, 1937; Андронова, 1975, и др.)). У сем. *Loganiaceae* известно развитие обтуратора у видов рода *Spigelia* (Dahlgren, 1922).

У некоторых мареновых семяпочки погружены или полупогружены в ткань плаценты, в частности у *Crossopteryx febrifuga* (рис. 6, *1*). Семяпочки тенуинуцеллятные, однопокровные с гиподермальным археспорием у представителей обоих семейств (рис. 7, *1*; 8, *1*). Кроющие клетки не образуются. У некоторых мареновых эпидерма нуцеллуса расположена в виде подушечки над археспорием, а иногда редуцирована до одной клетки и даже полностью (*Houstonia*). Число археспориальных клеток у видов сем. *Rubiaceae* варьирует от 1 до многих,

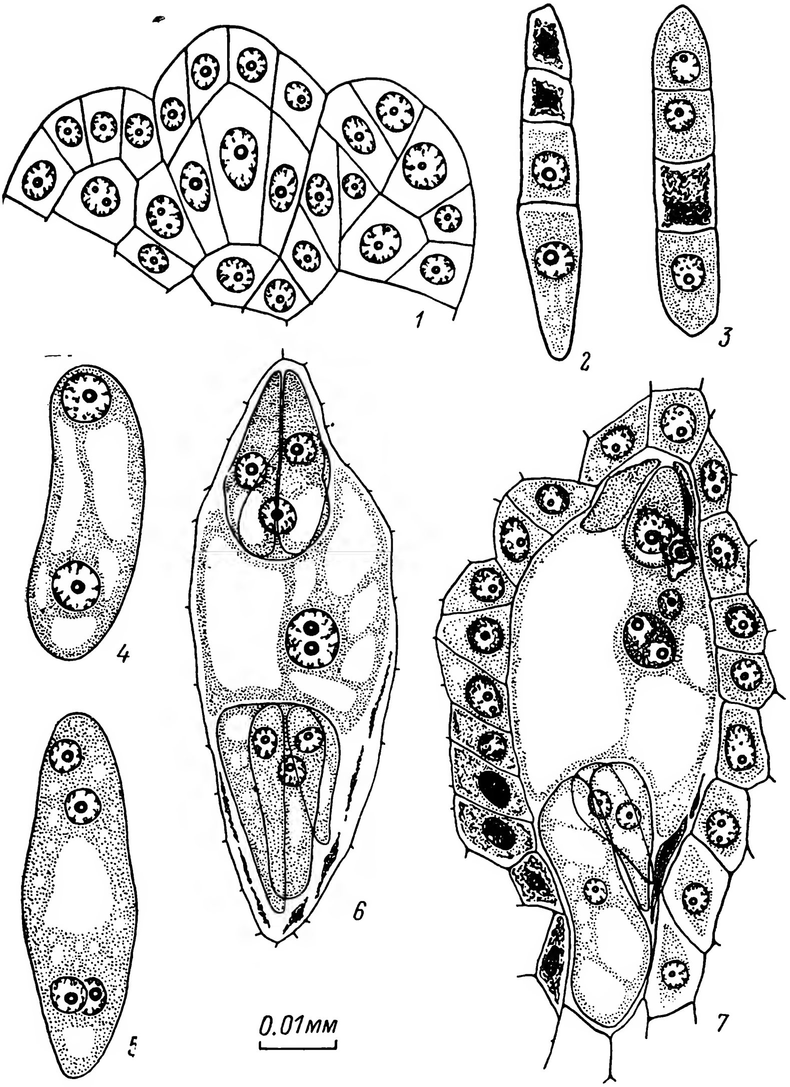


Рис. 8. Зачаток семяпочки с формирующимся интегументом (*1*), развитие зародышевого мешка (*2—6*) и двойное оплодотворение (*7*) у *Mussaenda frondosa* (*Rubiaceae*).

у сем. *Loganiaceae* обычно 1—2 археспориальные клетки (Lloyd, 1902; Dahlgren, 1922; Mohrbutter, 1936; Андронова, 1977, и др.). Тетрады мегаспор линейные (рис. 7, *2*; 8, *2*, *3*), иногда у видов сем. *Rubiaceae* образуются Т—⊥-образные тетрады. В зародышевый мешок развивается обычно халазальная мегаспора (рис. 7, *2*). У видов сем. *Rubiaceae* наблюдались случаи формирования зародышевого мешка и из других мегаспор тетрады, иногда тенденцию к прорастанию проявляли 2 мегаспоры тетрады или даже все (Lloyd, 1902; Fagerlind, 1937; Андронова, 1975, и др.). Для всех видов сем. *Loganiaceae* и большинства *Rubiaceae* характерен зародышевый мешок Polygonum-типа (рис. 7, *2—5*; 8, *2—6*); у *Rubia olivieri* и видов рода *Crucianella* из сем. *Rubiaceae* зародышевый мешок развивается по Drusa-типу, а у *Scyphiphora hydrophyllacea* (тоже из сем. *Rubiaceae*) — по Allium-типу (Fagerlind, 1937; Yamazaki, 1963; Karsten, 1981, и др.). Для обоих семейств характерно отсутствие интегументального тапетума.

Нерезко выраженный эндотелий образуется у *Usteria guineensis* из сем. *Loganiaceae* и у отдельных представителей сем. *Rubiaceae* (*Ophiorrhiza harrisiana*, *Mussaenda frondosa*, *Asperula humifusa* (Gopinath, Chennaveeraiah, 1961; Андронова, 1984б; Андронова, Налетова, 1984)). У сем. *Loganiaceae* и ряда видов сем. *Rubiaceae* антиподы небольшие, эфемерные. Но у некоторых видов сем. *Rubiaceae* антиподы сохраняются после оплодотворения, а иногда и при многоядерном эндосперме (*Octodon setosum* и др.); кроме того, у них встречаются антиподальные гаустории, многоядерные антиподы и многоклеточные антиподальные комплексы, а у *Fadogia cienkowskii* антиподы отсутствуют (Lloyd, 1902; Pierpaoli, 1917; Fagerlind, 1936a, b, 1937; Андронова, 1972, и др.). Для обоих семейств характерен нуклеарный эндосперм; у видов сем. *Rubiaceae* изредка наблюдается целлюлярный эндосперм (*Ophiorrhiza mungos*, *Tarenna asiatica*, предположительно у *Randia malabarica* и, как исключение, у *Oldenlandia dichotoma*); у *Mitrasacme alsinoides* из сем. *Loganiaceae* эндосперм гелобиальный (Hegelmaier, 1886; Dahlgren, 1922; Mohrbutter, 1936; Yamazaki, 1963; Periasamy, Parameswaran, 1965; Siddiqui S. A., Siddiqui S. B., 1968a, и др.). У отдельных представителей обоих семейств эндосперм руминированный (Schumann, 1891; Dahlgren, 1922; Periasamy, 1964, и др.).

Зародыш развивается по Solanad- и Onagrad-типам у логаниевых и по Solanad-типу у большинства мареновых, лишь у *Coffea canephora* эмбриогенез приближается к Onagrad-типу; суспензор 1-рядный у логаниевых и многих мареновых, у последних наблюдается также суспензор многорядный, крупный и с гаусториями (Souèges, 1925, 1951; Crété, 1956; Yamazaki, 1963; Moens, 1965, и др.).

Систематическое положение сем. *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных

Сравнительно-эмбриологический анализ представителей семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae* показывает наличие в обоих семействах большого числа общих эмбриологических признаков, многие из которых являются анцестральными: симультанный тип образования тетрад микроспор, у значительной части видов обоих семейств секреторный клеточный тапетум, часто 2-клеточная пыльца, эндотелий, как правило, отсутствует, у большинства мареновых и всех логаниевых зародышевый мешок Polygonum-типа, обычно нуклеарный эндосперм, у логаниевых и многих мареновых 3 небольшие антиподы. Следует отметить и общность в развитии зародыша и в строении семяпочки, а также обычно синкарпный гинецей.

Кроме того, у отдельных представителей этих семейств имеются общие своеобразные признаки: так, у рода *Spigelia* из сем. *Loganiaceae* и у некоторых видов сем. *Rubiaceae* эндосперм руминирован по Spigelia-типу, а плацента с обтуратором у видов рода *Spigelia*, судя по фотографии, приведенной K. Dahlgren (1922), очень похожа на таковую у видов рода *Ixora* (настоящее исследование).

Вместе с тем некоторые генеративные структуры видов семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae* находятся на разных ступенях эволюционного развития, и в основном именно в строении этих структур заключаются различия между данными семействами: 1) завязь у логаниевых обычно верхняя, у мареновых, как правило, нижняя; стенка микроспорангия у логаниевых развивается по основному типу, у мареновых — по типу 2-дольных; фиброзные слои у логаниевых располагаются с внешней стороны микроспорангия, у мареновых окружают микроспорангий (перечисленные признаки у мареновых являются эволюционно более подвинутыми); 2) стенка микроспорангия у мареновых состоит из 4—7 слоев, у логаниевых — из 4—5; женский археспорий у мареновых 1—многоклеточный, у логаниевых — из 1—2 клеток (данные признаки эволюционно более подвинуты у логаниевых) (Lloyd, 1902; Dublin, 1957; Тахтаджян, 1966; Bendre, 1975, и др.).

Имеются также и общие тенденции в эволюции эмбриональных структур (эволюция тапетума от секреторного клеточного к ложному периплазмодию и амебоидному тапетуму, тенденция к формированию эндотелия) и различия (у логаниевых формируется гелобиальный эндосперм, эндоспермальные гаустории; у мареновых — антиподальные и суспензорные гаустории, многоклеточные и многоядерные антиподы).

В оценке примитивности и подвинутости эмбриологических признаков автор придерживается мнения Поддубной-Арнольди (1982) и Камелиной (1981). Наиболее спорным является вопрос о первичном типе эндосперма. Вслед за Поддубной-Арнольди (1982) и некоторыми другими эмбриологами автор приходит к выводу о первичности нуклеарного эндосперма исходя из следующих соображений: 1) целлюлярный эндосперм значительно чаще нуклеарного формирует гаустории, усиливающие приток питательных веществ к эндосперму и зародышу; 2) как правило, в нуклеарном эндосперме со временем образуются клеточные перегородки, т. е. нуклеарный эндосперм (в тех случаях, когда он образуется) является лишь начальной стадией развития целлюлярного эндосперма; в одном и том же семействе (в частности, у видов сем. *Rubiaceae*) иногда наблюдается и нуклеарный, и целлюлярный эндосперм, а иногда и у одного вида (у *Oldenlandia dichotoma* из сем. *Rubiaceae*) эндосперм обычно нуклеарный, но, как исключение, был обнаружен и целлюлярный (Siddiqui S. A., Siddiqui S. B., 1968a); кроме того, переход от ядерного состояния к клеточному, т. е. заложение клеточных перегородок, происходит на разных стадиях: и в стадии многоядерного эндосперма, до 200 ядер у видов рода *Borreria* и *Octodon setosum* (Siddiqui S. A., Siddiqui S. B., 1968b, и др.), и в стадии нескольких ядер, например, у *Galium asperifolium* в стадии 8—16 ядер (Farooq, 1960), у *Coffea arabica* — на 4-ядерной стадии (Vishveswara, Chinnappa, 1965); у большинства представителей родственных семейств (см. ниже) — *Loganiaceae*, *Rubiaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Gentianaceae*, т. е. у всего пор. *Gentianales* (за исключением сем. *Menyanthaceae*, но это семейство и по другим признакам отличается от прочих семейств порядка) — эндосперм обычно нуклеарный, и только у очень немногих представителей эндосперм гелобиальный (1 вид из сем. *Loganiaceae*) либо целлюлярный (немногие представители семейств *Rubiaceae* и *Gentianaceae*) (Ganapathy, 1956, цит. по: Periasamy, Parameswaran, 1965; Davis, 1966; Siddiqui S. A., Siddiqui S. B., 1968a; Shivaramiah, Sundararajan, 1973, 1979; Maheshwary Devi, Lakshminarajana, 1977, и др.).

Наличие у представителей семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae* большого числа общих эмбриологических признаков, в том числе предковых, сходное направление эволюции отдельных генеративных структур у представителей обоих семейств, а также имеющиеся различия в направлении эволюции некоторых эмбриональных структур и различия в анцестральных признаках, т. е. разная степень подвинутости отдельных структур, свидетельствуют о родстве логаниевых и мареновых, четком разграничении этих семейств, их происхождении от общей предковой группы, что подтверждает точку зрения Verdcourt (1958), Тахтаджяна (Takhtajan, 1980) и др.

Изучение литературных данных и оригинального материала показало, что у мареновых имеется много общего и с другими семействами пор. *Gentianales*, а именно с семействами *Apocynaceae* и *Gentianaceae*. Виды сем. *Asclepiadaceae* очень близки к таковым сем. *Apocynaceae*, только более специализированы, поэтому в настоящей работе не рассматриваются, а представители сем. *Menyanthaceae* отличаются от других семейств данного порядка целлюлярным эндоспермом, наличием гипостазы и некоторыми признаками вегетативных органов.

У некоторых видов семейств *Apocynaceae* и *Rubiaceae* стенка микроспорангия бывает многослойной, у представителей сем. *Apocynaceae* и большинства видов сем. *Rubiaceae* тапетум секреторный клеточный, у представителей обоих семейств пыльца 2—3-клеточная, симультанный и сукцессивный тип образования тетрад микроспор, у видов сем. *Apocynaceae* и большинства представителей сем. *Rubiaceae* семяпочки анатропные и гемианатропные, у некоторых видов погружены в ткань плаценты, 1-клеточный женский археспорий, зародышевый мешок Polygonum-типа, кроме того, у некоторых видов обоих семейств пыльца в тетрадах, эпидерма нуцеллуса редуцирована до нескольких клеток, расположенных над археспорием, руминированный эндосперм, ариллус, иногда образуются 2 зародышевых мешка в одной семяпочке; у представителей сем. *Rubiaceae* и некоторых видов сем. *Apocynaceae* фиброзные слои окружают микроспорангии (рис. 6, *3*); в некоторых пыльниках у *Thevetia neriifolia* (рис. 6, *3*) из сем. *Apocynaceae* образуется небольшой плацентоид (Periasamy, 1963, 1964; Maheshwari, 1970, 1971; Maheshwari, Lakshminarajana, 1975; Lamba, 1976; Chauhan, 1979; Balasubramanian, 1980; Allorge, 1985, и др.).

У видов семейств *Rubiaceae* и *Gentianaceae* пыльца 2—3-клеточная, иногда в тетрадах или полиадах, известны представители с плацентоидами в пыльниках, с однобратственным андроцеем вследствие объединения пыльников; у отдельных представителей пыльники вскрываются порами. У некоторых видов сем. *Gentianaceae* пыльцевые гнезда разделяются трабекулами. В сем. *Rubiaceae* также известны представители с поперечными перегородками в гнездах пыльника (у видов сем. *Gentianaceae* трабекулы, видимо, образуются из клеток тапетума (Rao, 1984; Шамров, 1986), генезис септ пыльника у представителей сем. *Rubiaceae* не выяснен). У видов сем. *Gentianaceae* и большинства представителей сем. *Rubiaceae* цитокинез при мейозе симультанного типа, анатропные и гемианатропные семяпочки. 1-клеточный женский археспорий, Polygonum-тип зародышевого мешка, Solanad-тип эмбриогенеза. В обоих семействах известны представители с обтураторами, с семяпочками, погруженными в плаценту, у большинства видов обоих семейств эндосперм нуклеарный, но изредка встречается и целлюлярный; в обоих семействах антиподы бывают эфемерные и долго сохраняющиеся, а также гаусториальные, многоклеточные и многоядерные; кроме того, как и у большинства спайнолепестных, семяпочки в обоих семействах 1-покровные, тенуинуцеллятные, без кроющих клеток (Stolt, 1921; Govindappa, 1961; Имс, 1964; Maheshwari, 1971; Maheshwari, Lakshminarajana, 1977; Kirkbride, 1979; Rao, Nagaraj, 1982; Rao, Chinnappa, 1983; Rao, 1984; Шамров, 1986а, б, и др.).

Имеются и отличия между видами семейств *Rubiaceae* и *Apocynaceae*, *Rubiaceae* и *Gentianaceae*: у отдельных представителей сем. *Apocynaceae* обнаружен эмбриогенез Asterad- и Chenopodiad-типов, за исключением Solanad-типа, характерного в целом для порядка; кроме того, у видов сем. *Apocynaceae* наблюдаются эндоспермальные гаустории, а также вторично-апокарпный гинецей; ни у представителей сем. *Apocynaceae*, ни у видов сем. *Gentianaceae* нет многоклеточного женского археспория (хотя у отдельных представителей сем. *Apocynaceae* наблюдается 2—3-клеточный женский археспорий); у некоторых видов сем. *Apocynaceae* и *Gentianaceae* хорошо развит эндотелий, кроме того, у некоторых видов сем. *Gentianaceae* фиброзные утолщения располагаются по периметру пыльника (к сожалению, по этому признаку семейство исследовано крайне недостаточно), имеется и ряд других, менее существенных различий (Rao, Chinnappa, 1983; Endress et al., 1983; Sud, 1984; Fallen, 1986; Шамров, 1986а, и др.).

Эмбриологические характеристики семейств *Apocynaceae* и *Gentianaceae* свидетельствуют об их относительно большей эволюционной подвинутости в сравнении с семействами *Rubiaceae* и *Loganiaceae*.

Наличие у представителей семейств *Rubiaceae* и *Apocynaceae*, *Rubiaceae* и *Gentianaceae* общих варьирующих признаков (тип тапетума, пыльцы, нуцеллуса и др.), одинаковое направление эволюции отдельных эмбриологических признаков, т. е. параллелизм в развитии некоторых структур (строение антипод, эпидермы нуцеллуса и др.), подтверждают родство этих семейств.

По данным других исследований (морфологических, биохимических и др.), виды сем. *Rubiaceae* также имеют много общего с семействами пор. *Gentianales*: листья обычно простые, цельные, супротивные (кроме вахтовых), с прилистниками или их рудиментами (прилистники отсутствуют у горечавковых и вахтовых), с коллетерами и настоящими лигулами (для горечавковых и вахтовых данных нет), железистое опушение на листьях чаще отсутствует, узлы чаще 1-лакунные (у видов сем. *Menyanthaceae* многолакунные), венчик в бутоне часто скрученный (за исключением сем. *Menyanthaceae*), высокое серологическое соответствие, а также общность в биосинтезе монотерпеновых индольных алкалоидов видов семейств *Rubiaceae*, *Loganiaceae* и *Apocynaceae*, редкое сочетание присутствия иридоидов и обычно нуклеарного эндосперма (у представителей сем. *Menyanthaceae* всегда целлюлярный), аккумуляция алюминия (для представителей сем. *Menyanthaceae* данных нет) (Verdcourt, 1958, 1976; Wagenitz, 1959, 1977; Guédès, 1972a, b, 1973; Boiteau, 1977; Lee Yoo Sung, Fairbrother, 1978; Kisakürek, Hesse, 1980; Allorge et al., 1981; Rogers, 1981; Neubauer, 1981, 1984; Kaplan, Gottlieb, 1982; Gershenzon, Mabry, 1983; Rutishauser, 1984, и др.).

Различия между сем. *Rubiaceae* и прочими семействами пор. *Gentianales* выражены нечетко: у видов сем. *Rubiaceae* отсутствует интраксилярная флоэма (впрочем, как и у представителей сем. *Menyanthaceae*, а также у родов *Desfontainia* и *Plocosperma* из сем. *Loganiaceae*); завязь у видов сем. *Rubiaceae* обычно нижняя (иногда почти верхняя), но и у представителей сем. *Apocynaceae* встречается нижняя завязь, у многих видов сем. *Rubiaceae* присутствуют рафиды, у некоторых представителей сем. *Loganiaceae* имеются рафидоподобные кристаллы, а также в пыльце у *Tylophora dagomeica* из сем. *Asclepiadaceae* (настоящее исследование) (Verdcourt, 1958, 1976; Wagenitz, 1959, 1977; Тахтаджян, 1966; Письяукова, 1981, и др.).

Виды сем. *Menyanthaceae* отличаются от других семейств пор. *Gentianales*, кроме упомянутых выше многочисленных признаков, наличием гипостазы, эмбриогенезом Asterad-типа, а также данными биохимических исследований (Davis, 1966; Поддубная-Арнольди, 1982; Gershenzon, Mabry, 1983, и др.).

Таким образом, результаты исследований, в том числе эмбриологических, свидетельствуют о родстве сем. *Rubiaceae* с другими семействами пор. *Gentianales*, за исключением сем. *Menyanthaceae*, которое, по-видимому, необходимо отграничить от данного порядка. Кстати, Cronquist (1981, цит. по: Gershenzon, Mabry, 1983) помещает сем. *Menyanthaceae* в состав пор. *Solanales*.

На примере пор. *Gentianales* отчетливо видно, что по результатам какого-либо одного метода исследования трудно решить подобные проблемы. Так, по данным серологического исследования (Jensen, Greven, 1984), горечавковые отличаются от остальных семейств пор. *Gentianiflorae* (по классификации Dahlgren, 1980) и проявляют большое сходство с пор. *Corniflorae*.

Сравнительно-эмбриологический анализ сем. *Rubiaceae* и семейств пор. *Dipsacales*, с которым раньше сближалось сем. *Rubiaceae*, был сделан Камелиной (1980), совершенно справедливо считающей необходимым отграничить сем. *Rubiaceae* от представителей пор. *Dipsacales*. Добавим только, что эмбриологические различия дополняются и морфологическими: у представителей пор. *Dipsacales* отсутствуют настоящие прилистники, лигулы и коллетеры (клейкие эмергенцы), узлы чаще 3-многолакунные, венчик в бутоне не бывает скрученным; наблюдается низкое серологическое соответствие мареновых и жимолостных (Wagenitz, 1959; Hillebrand, Fairbrother, 1970; Guédès, 1972a; Neubauer, 1978, и др.).

Проведенное исследование показывает, что включение сем. *Rubiaceae* в состав пор. *Gentianales* вполне обоснованно. Сем. *Menyanthaceae* следует, по-видимому, исключить из пор. *Gentianales*. Сем. *Loganiaceae* имеет общее происхождение с сем. *Rubiaceae*.

Семейства *Dyalypetalanthaceae* и *Theligonaceae*, входящие в состав пор. *Gentianales* по системе Тахтаджяна (Takhtajan, 1980), в настоящей работе не рассматриваются, так как включение их в данный порядок спорно, а уточнение их систематического положения требует подробного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Андронова Н. Н. К эмбриологии *Fadogia cienkowskii* Schweinf. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 826—831. — *Андронова Н. Н.* Спорогенез и развитие гаметофитов у*Macrosphyra longistyla* (DC.) Hook. fil. (*Rubiaceae* Juss., *Gardenieae* DC.). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 68—76. — *Андронова Н. Н.* О строении семяпочки у *Rubiaceae* Juss. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1461—1469. — *Андронова Н. Н.* Развитие женских генеративных структур у *Mussaenda frondosa.* — В кн.: Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений: Материалы Всесоюз. симпоз., Телави, 12—14 ноября 1984 г. Телави, 1984а, с. 4. — *Андронова Н. Н.* Строение пыльника и развитие пыльцы у мареновых (*Rubiaceae* Juss.). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 1, с. 43—54. — *Андронова Н. Н.*, *Налетова И. А.* Строение семяпочки и развитие зародышевого мешка у *Asperula humifusa.* — В кн.: Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений: Материалы Всесоюз. симпоз., Телави, 12—14 ноября 1984 г. Телави, 1984, с. 4. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 457 с. — *Камелина О. П.* Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae.* Л.: Наука, 1980. 104 с. — *Камелина О. П.* Таксономическая и филогенетическая оценка отдельных эмбриологических признаков. — В кн.: Морфологическая эволюция высших растений: Материалы VI Моск. совещ. по филогении раст., Москва, декабрь 1981 г. М.: Наука, 1981, с. 53—56. — *Козо-Полянский Б. М.* Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж: Природа и культура, 1922. 167 с. — *Левина Р. Е.* Очерки по систематике растений. Ульяновск: Изд-во Пед. ин-та им. И. Н. Ульянова, 1971. 192 с. — *Лодкина М. М.* Органообразовательная деятельность флоральных меристем покрытосеменных растений. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии раст., Ленинград, октябрь 1984 г. Л.: Наука, 1984, с. 93. — *Письяукова В. В.* Семейство вахтовые (*Menyanthaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (2). М.: Просвещение, 1981, с. 370—371. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 350 с. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 109 с. — *Тахтаджян А. Л.* Семезачаток. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (1). М.: Просвещение, 1980, с. 49—53. — *Шамров И. И.* Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*). — Бот. журн., 1986а, т. 71, № 6, с. 733—739. — *Шамров И. И.* Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей сем. *Gentianaceae.* — В кн.: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по эмбр. раст., Кишинев, 1—2 декабря 1986 г. Кишинев: Штиинца, 1986б, с. 128. — *Allorge L.* Contribution à l'étude des graines des *Apocynaceae* — *Tabernaemontanoideae*: Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal. — Bul. Mus. Nat. Hist. Natur., 1985, B., vol. 7, N 4, p. 43433—43451. — *Allorge L.*, *Husson J. P.*, *Sastre C.* Morphologie et chimiotaxonomie des apocynacées. Conclusions phylogénétiques et biogéographique. — C. R. Soc. Biogéogr., 1981, vol. 57, N 3, p. 112—126. — *Bai V. Narmatha*, *Lakshmanan K. K.* Embryological studies on *Rubiaceae.* III. *Oldenlandia verticillaris* O. Kze. — J. Indian. Bot. Soc., 1984, vol. 63, N 1, p. 20—24. — *Balasubramanian V.* Development of gametophytes in *Rauwolfia beddomei* Hook. — Cur. Sci. (India), 1980, vol. 49, N 14, p. 559—560. — *Bendre A. M.* Studies in the family *Loganiaceae.* II. Embryology of *Buddleia* and *Strychnos.* — J. Indian Bot. Soc., 1975, vol. 54, N 3—4, p. 272—279. — *Bessey C. E.* The phylogenetic taxonomy of flowering plants. — An. Mis. Bot. Gard., 1915, vol. 2, p. 109—164. — *Boiteau P.* Bases métodologiques du classement des *Tabernaemontanoideae* (*Apocynaceae*). — Adansonia, 1977, vol. 17, N 2, p. 235—241. — *Bouman F.* The ovule. — In: Embryology of angiosperms / Ed B. M. Johri. Berlin etc.: Springer, 1984, p. 123—157. — *Brewbaker J. L.* The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, N 9, p. 1069—1083. — *Chauhan T. S.* Morphological studies in *Apocynaceae.* II. The embryology of *Plumeria.* — J. Indian Bot. Soc., 1979, vol. 58, N 4, p. 363—369. — *Crété P.* Embryogénie des Rnbiacées. Développement des l'embryon chez le *Diodia dasycephala.* — C. R. Acad. Sci., Paris, 1956, vol. 243, N 12, p. 861—863. — *Dahlgren K. V. O.* Die Embriologie der Loganiaceen gattung *Spigelia.* — Svensk Bot. Tidskr., 1922, vol. 16, p. 77—87. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Lin. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Dahlgren R. M. T.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nordic. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 119—149. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. New York, 1966. 528 p. — *Dublin P.* Biologie floral du Coffea Dewevrei de wild race Excelsa A. Chevalier. 1. Microsporogénèse et étude du gametophyte mâle. — Agron. Trop., 1957, vol. 12, N 5, p. 576—594. — *Emberger L.* Ordre *Rubiales.* — In: Chadefaud M., Emberger L. Traité de botanique. Systematique. Vol. 2. Paris, 1960, p. 694—719. — *Endress P. K.*, *Jenny M.*, *Fallen M. E.* Convergent elaboration of apocar-

pous gynoecia in higher advanced dicotyledons (*Sapindales*, *Malvales*, *Gentianales*). — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 3, p. 293—300. — *Faber F.* Morphologisch-Physiologische Untersuchungen an Blüten von Coffea-Arten. — An. Jard. Bot. Buitenzorg., 1912, sér. 2, vol. 10, p. 59—160. — *Fagerlind F.* Die Embryologie von *Putoria*. — Sven. Bot. Tidskr., 1936a, Bd 30, Hf 1—4, S. 362—372. — *Fagerlind F.* Embryologische Beobachtungen über die gattung *Phyllis*. — Bot. Notis., 1936b, Hf 1—6, S. 577—584. — *Fagerlind F.* Embryologische, zytologische und Bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani, 1937, Bd 11, N 9, S. 195—470. — *Fallen M. E.* Floral structure in the *Apocynaceae*: Morphlogical, functional, and evolutionary aspects. — Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengeogr., 1986, Bd 106, N 2, S. 245—286. — *Farooq M.* The embryology of *Galium asperifolium* Wall. — J. Ind. Bot. Soc., 1960, vol. 39, N 2, p. 171—175. — *Gershenzon J.*, *Mabry T.* Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. — Nordic. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 5—34. — *Gopinath P. M.*, *Chennaveeraiah M. S.* A contribution to the embryology of *Ophiorrhiza harrisiana* Heyne. — J. Karnatak Univ. Science, 1961, vol. 6, p. 61—70. — *Govindappa A. D.* Contribution to the embryology of *Hoppea dichotoma* Willd. (*Gentianaceae*). — Canad. J. Bot., vol. 39, N 5, p. 1001—1006. — *Guédès M.* La ligule vraie chez les Loganiacées et les Rubiacées. — C. R. Acad. Sci., 1972a, D274, N 17, p. 2471—2474. — *Guédès M.* Stipules et ligules vraies chez quelques apocynacées et asclépiadacées. — C. R. Acad. Sci., 1972b, D274, N 24, p. 3218—3221. — *Guédès M.* Morphologie de la feuille d'Anthocleista (*Loganiacées*). — Phyton, 1973, vol. 15, N 1—2, p. 45—55. — *Hallier H.* L'origine et le système phyletique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre génealogique. — Arch. Néerl. Sci. Exact. et Nat., 1912, ser. 111b, vol. 1, p. 146—234. — *Hegelmaier F.* Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. — Bot. Z., 1886, Bd 44, Abt. 2, N 31, S. 529—539; N 32, S. 545—555; N 33, S. 561—578; N 34, S. 585—596. — *Hillebrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* Serological investigation of the systematic position of the *Caprifoliaceae*. I. Correspondence with selected *Rubiaceae* and *Cornaceae*. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 7, p. 810—815. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Dicotyledons. Oxford, 1959. 510 p. — *Hutchinson J.* Evolution and phylogeny of flowering plants. Vol. 24. London; New York: Acad. Press, 1969. 717 p. — *Jensen U.*, *Greven B.* Serological aspects and phylogenetic relationship of the *Magnoliidae*. — Taxon, 1984, vol. 33, N 4, p. 563—577. — *Kaplan M. A. C.*, *Gottlieb O. R.* Iridoids as systematic markers in *Dicotyledons*. — Biochem. Syst. and Ecol., 1982, vol. 10, N 4, p. 329—347. — *Karsten G.* Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel. — Bibl. Bot., Stuttgart, 1891, Bd 5, N 22—28, S. 11—41. — *Keddam-Malplanche M.* Le pollen et les stomates des gardéniées (Rubiacées) du Gabon, morphologie et tendances évolutives. — Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., 1985, vol. B29. 143 p. — *Kirkbride J. H.* *Raritebe*, an overlooked genus of the *Rubiaceae*. — Brittonia, 1979, vol. 31, N 2, p. 299—312. — *Kirkbride M.*, *Garcia C.* A preliminary phylogeny for the neotropical *Rubiaceae*. — Plant Syst. and Evol., 1982, vol. 141, N 2, p. 115—121. — *Kisakürek M. V.*, *Hesse M.* Chemataxonomic studies of the *Apocynaceae*, *Loganiaceae* and *Rubiaceae*, with reference to indole alkaloids. — Indole and Biogenet. Relat. Alkaloids. Int. Symp. 1979, London etc., 1980, p. 11—26. — *Lamba L. C.* Microsporogenesis and male gametophyte in *Rauwolfia serpentina* (L.) Benth. ex Kurz. — Cur. Sci. (India), 1976, vol. 45, N 10, p. 387—388. — *Lee Yoo Sung*, *Fairbrother D. E.* Serological approaches to the systematics of the *Rubiaceae* and related families. — Taxon, 1978, vol. 27, N 2—3, p. 159—185. — *Lehmann C. O.* Fam. *Loganiaceae*. — Urania Pflanzenreich. Leipzig etc., 1973, Bd 2, S. 199—201. — *Lloyd F. E.* The comparative morphology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torrey Bot. Club, 1902, vol. 8. 112 p. — *Maheshwari D. H.* Embryological studies in *Gentianaceae* (*Gentianoidea* and *Menyanthoidea*). — Proc. Indian Acad. Sci., 1962, B, vol. 56, N 4, p. 195—216. — *Maheshwari D. H.* Embryology of *Rauwolfia serpentina* and *Catharanthus roseus*. — Cur. Sci. (India), 1970, vol. 39, N 16, p. 376—377. — *Maheshwari D. H.* Embryology of *Apocynaceae*. 1. *Plumiereae*. — J. Indian Bot. Soc., 1971, vol. 50, N 1, p. 74—85. — *Maheshwari D. H.*, *Lakshminarajana K.* Embryology of two cultivars of *Nerium indicum* Mull. — Cur. Sci. (India), 1975, vol. 44, N 17, p. 641—642. — *Maheshwari D. H.*, *Lakshminarajana K.* Embryological studies in *Gentianaceae*. — J. Indian Bot. Soc., 1977, vol. 56, N 2, p. 182—188. — *Mathew P. M.*, *Philip Omana.* The distribution and systematic significance of pollen nuclear number in the *Rubiaceae*. — Cytologia, 1986, vol. 51, N 1, p. 117—124. — *Moens P.* Développement de l'ovule et embryogenèse chez *Coffea canephora* Pierre. — Cellule, 1965, vol. 65, N 2, p. 127—147. — *Mohrbutter C.* Embryologische Studien an Loganiaceen. — Planta, 1936, vol. 26, p. 64—80. — *Neubauer H. F.* On nodal anatomy and petiolar vascularization of some *Valerianaceae* and *Dipsacaceae*. — Phytomorphology, 1978, vol. 28, N 4, p. 431—436. — *Neubauer H. F.* Knotenbau einiger *Rubiaceae*. — Plant Syst. and Evol., 1981, vol. 139, N 1—2, p. 103—111. — *Neubauer H. F.* Knotenbau und Blattgrungvaskularisation bei einigem *Gentianaceae*. — Plant Syst. and Evol., 1984, vol. 144, N 1, p. 1—7. — *Periasamy K.* Studies on seeds with ruminate endosperm. III. Development of rumination in certain members of the *Apocynaceae*. — Proc. Indian Acad. Sci., 1963, sect. B, vol. 58, N 6, p. 325—332. — *Periasamy K.* Studies on seeds with ruminate endosperm. V. Seed development and rumination in two genera of the *Rubiaceae*. — Proc. Indian Acad. Sci., 1964, sect. B, vol. 60, N 5, p. 351—360. — *Periasamy K.*, *Parameswaran N.* A contribution to the floral morphology and embryology of *Tarenna asiatica*. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1965, Bd 41, Hf 1, S. 123—138. — *Pierpaoli I.* Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla

Putoria calabrica Pers. — An. Bot., 1917, vol. 14, N 1—2, p. 83—100. — *Puff Ch.* The delimitation of the tribe *Anthospermeae* and its affinities to the *Paederieae* (*Rubiaceae*). — Bot. J. Lin. Soc., 1982, vol. 84, N 4, p. 355—377. — *Raghavan T.*, *Rangaswamy K.* Studies in the *Rubiaceae.* I. Development of female gametophyte and embryoformation in *Dentella repens* Forst. and *Oldenlandia alata* Koch and some cyto-taxonomical considerations. — Bangalore City: Bangalore Press, 1941, p. 341—356. — *Raman S. S.* Gametogenesis and fertilization of *Stephygyne parviflora* Korth. — Agra Univ. Jour. Res., 1954, vol. 3, N 2, p. 343—348. — *Rao K. S.* Reproductive morphology of *Hoppea fastigiata* C. B. Clarke. — Proc. Indian Acad. Sci. Plant Sci., 1984, vol. 93, N 1, p. 43—51. — *Rao K. S.*, *Chinnappa C. C.* Studies in *Gentianaceae.* Microsporangium and pollen. — Can. J. Bot., 1983, vol. 61, N 1, p. 324—336. — *Rao K. S.*, *Nagaraj M.* Studies in *Gentianaceae.* Embryology of *Swertia minor* (*Gentianinae*). — Can. J. Bot., 1982, vol. 60, N 2, p. 141—151. — *Robbrecht E.* Pollen morphology of the tribes *Anthospermeae* and *Paederieae* (*Rubiaceae*) in relation to taxonomy. — Bul. Jard. Bot. Nat. Belg., 1982, vol. 52, N 3—4, p. 349—366. — *Rogers G. K.* The wood of *Gleasonia*, *Henriquezia* and *Platycarpum* (*Rubiaceae*) and its bearing on their classification: some new considerations. — Brittonia, 1981, vol. 33, N 3, p. 461—465. — *Rutishauser R.* Blattquirle, Stipeln und Kolleteren bei den *Rubieae* (*Rubiaceae*) im Vergleich mit anderen Angiospermen. — Beitr. Biol. Pflanz., 1984, Bd 59, N 3, S. 375—424. — *Schumann K. Rubiaceae.* — In: Engler und Prantl.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891, Bd 4, Hf 4, S. 1—156. — *Shivaramaiah G.*, *Rajan S. S.* A contribution to the embryology of *Oldenlandia umbellata* Linn. — Proc. Indian Acad. Sci., 1973, vol. B 77, N 1, p. 19—24. — *Shivaramiah G.*, *Sundararajan S.* Studies in *Rubiaceae.* II. Embryology of *Borreria pusilla* (Wall.) DC (=*B. stricta* L.). A reinvestigation. — Vignana Bharathi, 1979, vol. 5, N 1—2, p. 6—14. — *Siddiqui S. A.*, *Siddiqui S. B.* Studies in the *Rubiaceae.* I. A contribution to the embryology of *Oldenlandia dichotoma* Hook. f. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1968a, vol. 44, N 3, p. 343—351. — *Siddiqui S. A.*, *Siddiqui S. B.* Studies in the *Rubiaceae.* II. A contribution to the embryology of *Borreria stricta* Linn. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1968b, vol. 44, N 3, p. 353—360. — *Soó C. R. de.* A review of the new classification systems of flowering plants (Angiospermatophyta, Magnoliophytina). — Taxon, 1975, vol. 24, N 5—6, p. 585—592. — *Souèges R.* Développement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis* L. — Bul. Soc. Bot. France, 1925, vol. 72, N 36, p. 546—564. — *Souèges R.* Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Richardsonia pilosa* H. B. et K. (*R. brasiliensis* Hayme). — C. R. Acad. Sci., Paris, 1951, vol. 233, N 1, p. 5—8. — *Stolt K. A. H.* Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. — K. Svenska Vet-Akad. Handl., 1921, Bd 61, N 14, S. 1—56. — *Sud K. C.* A contribution to the embryology of *Trachelospermum fragrans* Hook. f. (*Apocynaceae*). — Proc. Indian Acad. Sci. Plant Sci., 1984, vol. 93, N 4, p. 495—501. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Thorne R. F.* A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol., New York; London, 1976, vol. 9, p. 35—106. — *Thorne R. F.* Proposed new realignements in the angiosperm. — Wordic. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 85—117. — *Venkateswarlu J.*, *Rao R.* A contribution to the life-history of *Rubia cordifolia* Linn. — J. Indian Bot. Soc., 1958, vol. 37, N 4, p. 442—454. — *Verdcourt B.* Remarks on the classification of the *Rubiaceae.* — Bul. Jard. Bot. (Bruxelles), 1958, vol. 28, fasc. 3, p. 209—290. — *Verdcourt B. Rubiaceae.* Pt 1. — In: Polhill R. M. (Ed.). Flora of tropical east Africa. London; Tonbridge: Whitefriars Press, 1976. 414 p. — *Vishveshwara S.*, *Chinnappa C. C.* Embryological studies in *Coffea arabica* L. — Turrialba, 1965, vol. 15, N 4, p. 307—316. — *Wagenitz G.* Die systematische Stellung der *Rubiaceae.* — Ein Beitrag zum System der Sympetalen. — Bot. Jb., 1959, Bd 79, S. 17—35. — *Wagenitz G.* New aspects of the systematics of *Asteridae.* — Plant Synt. and Evol., 1977, suppl. N 1, p. 375—395. — *Yamazaki T.* Embryology of *Mitrasacme alsinoides* var. *indica.* — Sci. Reports Tonoku Univ., 1963, ser. 4, vol. 29, N 3—4, p. 201—205.

Калининградский государственный университет. Получено 22 VI 1987.

SUMMARY

The comparative embryological analysis of the members of the *Loganiaceae* and *Rubiaceae* families has been carried out. Embryological characteristics of both families were supplemented by the new data. The problem on the original type of the ovule and endosperm is discussed. The author supports the idea of orthotropic ovule and nuclear endosperm as the primary structures. The data presented revealed the great number of common embryological features, the similarities in the direction of evolution of some embryological structures, and the differences of evolution of others, as well as clear demarcation of these families and their origin from common ancestor group. Family relations of *Rubiaceae* in the light of embryological data are discussed. The inclusion of the *Rubiaceae* in the *Gentianales* order is supported.

УДК 581 (4+8) : 581.48 : 582.52/.59

В. С. Чупов, Е. Н. Немирович-Данченко

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОДНОДОЛЬНЫХ В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

V. S. CHUPOV, E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF SEEDS IN MEMBERS OF SOME GROUPS OF MONOCOTYLEDONS IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS

Показано большое значение для макросистематики однодольных окраски семян, связанной с наличием танинов разной степени полимеризации в клетках наружной эпидермы наружного интегумента, и доли участия в составе семенной кожуры зрелых семян производных наружного и внутреннего интегументов. Число семян в плоде, размер зародыша, наличие запасного крахмала и гемицеллюлоз в эндосперме, так же как типы клеток различных слоев семенной кожуры, имеют более ограниченное таксономическое значение.

В последнее время система однодольных подвергается ревизии. Особенно сильно изменились представления о таксономии обширного семейства *Liliaceae* sensu A. Engler (1888), K. Krause (1930). H. Huber (1969) разделил его на 2 группы семейств — аспарагоидные и колхикоидные лилиецветные. R. Dahlgren (1975), R. Dahlgren, H. Clifford (1982) признают 2 порядка — *Asparagales* и *Liliales*. A. L. Takhtajan (1980) в пределах единого порядка *Liliales* описывает большое число семейств, но позднее приходит к признанию трех порядков — *Asparagales*, *Asphodelales* и *Liliales* (Takhtajan, 1986) или *Asparagales*, *Amaryllidales* и *Liliales* (Тахтаджян, 1987). В последней работе Dahlgren с соавторами (1985) из пор. *Liliales* выделяют еще пор. *Melanthiales*. Таким образом, роды, ранее составлявшие одно сем. *Liliaceae*, помещаются в 3—4 разных порядка. Весьма близка к новым представлениям старая система K. Kunth (1843), что объясняется удачным выбором признаков, положенных в ее основу. Если Engler основное внимание уделял типу плода, положению завязи, строению надземных и подземных вегетативных органов, то в системе Кунта фигурируют те же признаки, на которые опираются современные систематики, а именно: окраска семян, тип нектарников, направление вскрывания пыльников (более правильно учитывать тип расположения пыльников на тычиночной нити, см.: Чупов, 1984б, 1986).

Одним из авторов настоящей статьи на основе серологических и морфологических исследований построена филогенетическая схема рассматриваемой группы таксонов (Чупов, Кутявина, 1980; Чупов, 1984а, б). Она лучше согласуется с представлениями современных авторов и Kunth, чем с системой Энглера—Краузе, имея в то же время существенные особенности. Нами было установлено единство группы семейств, составляющих ядро пор. *Asparagales*, и значительное отличие от них семейств *Liliaceae* и *Melanthiaceae*. Показано, что между этими двумя группами семейств должны быть поставлены семейства *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Phormiaceae*. В упомянутых выше системах сем. *Iri-*

daceae помещается в пор. *Liliales*, сем. *Amaryllidaceae* — в пор. *Asparagales* или в самостоятельный пор. *Amaryllidales*, куда переносятся из пор. *Asparagales* семейства *Alliaceae*, *Hyacinthaceae*, *Phormiaceae*. Имеются и другие расхождения, касающиеся отдельных родов, о чем будет сказано ниже.

Систематики в своих исследованиях неоднократно обращались к признакам строения семян, но отсутствие современных сводок затрудняло эту работу. Появившийся недавно справочник по анатомическому строению семян (Сравнительная анатомия семян, 1985) позволяет произвести анализ их признаков в свете существующих систем. Большое значение имеет также серия работ Г. Г. Оганезовой (1980а, б, 1981, 1982, 1984), посвященная анатомии семян сем. *Liliaceae* s. lato.

Из более чем 40 морфологических и анатомо-гистологических признаков, приводимых в справочнике, лишь незначительная часть оказалась пригодной для целей макросистематики. Перечень их находится в табл. 1. В нее включены также некоторые новые данные. Прежде чем перейти к ее анализу, рассмотрим отдельные общие вопросы.

Наиболее полно современный взгляд на морфологическую эволюцию семян излагается в работах А. Л. Тахтаджяна (1964), А. П. Меликяна (1964, 1972, 1973), E. J. H. Corner (1976), В. К. Василевской, Меликяна (1982), F. D. Boesewinkel, F. Bouman (1984). Эти авторы отмечают, что примитивные семена обычно умеренных размеров обладают ариллусом (относительно ариллуса есть другая точка зрения: Pijl (1972)), который иногда рассматривается как третий покров (Corner, 1949, 1976), и семенной кожурой, состоящей из производных обоих интегументов: тесты — наружного, тегмена — внутреннего. И теста, и тегмен обладают дифференцированными механическими тканями. Нередко семенная кожура дифференцируется на саркотесту и склеротесту. Наличие многослойной паренхимотесты, высыхающей ко времени созревания семян, также является примитивным признаком. Массивные покровы обладают проводящими пучками. Ход проводящих пучков может иметь таксономическое значение (Uhl, Moore, 1971).

У наиболее примитивных цветковых интегументы семязачатка закладываются многослойными и все слои сохраняются в зрелой семенной кожуре. У несколько более продвинутых — интегументы хотя и закладываются многослойными, однако в кожуре зрелых семян сохраняются далеко не все слои. Многие из них разрушаются к моменту созревания. У еще более продвинутых покрытосеменных семенная кожура формируется из малослойных интегументов. В процессе дальнейшей эволюции число интегументов сокращается до одного. Предварительно происходит редукция производных одного из интегументов в семенной кожуре; обычно это касается внутреннего покрова, реже — наружного. (Следует отметить, что у двудольных описаны случаи расщепления массивных покровов на два (Bouman, 1984), но у однодольных, кажется, подобного явления не обнаруживается). У односемянных невскрывающихся плодов часть функций семенной кожуры может брать на себя перикарпий. Это усложняет трактовку данных, так как эволюция семенной кожуры оказывается связанной с эволюцией перикарпия (Меликян, Мурадян, 1975; Bouman, 1984). Может быть, как примитивный признак следует отметить наличие в семенной кожуре слоев перекрещивающихся под прямым углом вытянутых волокновидных клеток с утолщенными стенками, пронизанными порами. У двудольных они встречаются в примитивных семействах *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae* (отсутствуют у *Degeneriaceae*). Для однодольных подобное строение семенной кожуры не характерно, но клетки тегмена сходного строения описаны у достаточно примитивного сем. *Stemonaceae* и, возможно, у *Zosteraceae*.

Рассмотрим характер распределения признаков семян по предлагаемой филогенетической схеме.

ТАБЛ

Признаки плодов и семян

Исследованные таксоны	Тип плода	Число семян в плоде	Длина зародыша по отношению к длине эндосперма	Наличие соединений кремния в клетках семенной кожуры	Наличие рафид в клетках семенной кожуры	Наличие в эндосперме запасных гемицеллюлоз	Наличие в эндосперме запасного крахмала
Gloriosa	С	Мн	1/2—2/3			+	
Littonia	С	»	1/2—2/3			+	
Stemonaceae			1/10—3/4				+, —
Dioscoreaceae	Л, Н, (Я)	1—Мн	1/4			+	—
Philesiaceae s. str.	Я	Мн	1/2—4/5				
Taccaceae	Я (Л)	»	1/5			+	—
Smilacaceae	Я	3—6	1/15			+	+, —
Alstroemeriaceae	Л	Мн	1/3				
Trilliaceae	Я (Л)	»	1/10		+	+ (—)	+
Veratreae	В	(3) Мн	1/4—1/7		+	—	+
Wurmbaeae		Мн	1/10				
Tofieldieae	В	»	1/2—2/3			—	
Colchiceae	С	»	1/2—2/3			+	
Helonieae	Л	»					
Narthecieae		»					
Medeola	Я				—		
Disporum	Я	(1—2)			—	+	
Streptopus	Я	Мн				+	
Scoliopus	Я				+	+	
Clintonia	Я		2/5		—	+	
Liliaceae s. str.	Л	Мн	1/10—1/5		—	+	
Arales	Я, Н	1—Мн	1/2—9/10		+	+	
Zingiberidae	Л, Я, (С)			+		+, —	
Typhaceae	К[1]	1	1				+
Arecaceae	К, (Я)	1—(10)		+		+, (—)	+, —
Pandanaceae	К, Я		1/4		+	(+)	—
Blandfordia	С	Мн	1/5				—
Iridaceae	Л, Кс	Мн	1/3—2/3			+	(+)
Amaryllidaceae	Л, (Я, Н)	(1)—Мн	3/5—4/5			(+)	+
Hemerocallidaceae	Л	9—12	1/3			+	—
Phormiaceae	Л, Я	Мн	1			—	—
Geitenoplesiaceae	Л, Я		1, 3/2			+, —	—
Hyacinthaceae	Л		3/4—4/5			+	
Asphodelaceae	Л	1—Мн	4/5		+	+	(+)
Aphyllanthaceae	Л	3	3/4				
Alliaceae	Л	3—Мн	1/2—3/2			+	
Agavaceae	Л (Я)	Мн	3/4—1		+	+	
Asparagaceae	Я	3—6	4/5			+	+
Dracaenaceae	Кс, Я				+	+	
Convallariaceae	Я	3—6	3/4		+	+	
Ruscaceae	Я	3—6	2/3			+	

Примечание. С — септицидная коробочка, Л — локулицидная коробочка, В —
робочка, Я — ягода, К — костянка, Кс — коробочка со специализированным типом вскрыва
слои нуцеллярной ткани, Эп — эпистаза, Гип — гипостаза, Под — подиум, Эл — элайо
придатки, Оба — зрелая семенная кожура состоит из производных обоих интегументов,
мента, Св — светлая (сероватая, желтоватая), К — коричневая, Ч — черная. В остальных
встречающиеся варианты признаков. Отсутствие обозначения показывает, что специальные

---

[1] Для рода *Typha* характерен сухой односемянный нераскрывающийся плод.

ИЦА 1

некоторых однодольных

Наличие в зрелом семени остатков нуцеллярной ткани	Присемянники	Участие производных наружного и внутреннего интегументов в составе семенной кожуры	Число слоев клеток тесты	Число типов клеток тесты	Число слоев клеток тегмена	Число типов клеток тегмена	Общее число типов клеток семенной кожуры	Число типов клеток семенной кожуры с утолщениями	Окраска семян
		Оба	7—12	3	2	2	3—4	2	
		»	9—12	3	2	2	3—4	3	
	Ард—Эл	»	7	3—4	1	1	4—5	2—3	К, Ч
		»	5—6	2—3	2—4	2	4—5	3	К
		»							Св
НС	Ард—Эл	»	2	2	2	2	3—4	3—4	К
		Вн			2	1	1	1	Св
		Оба	5	1	2	1	2	1	К
Эп, Под	Стр—Эл	»	3—7	1—2	2	1	2—3	0—1	К (Св)
НС	Кр	»	6—7	3	2	1	3	1	Св (К)
		»	4—6	2	2	1	2—3	1—2	
(НС)	Нт	»	2—3	1	2	1	2	1	К
НС	Ард	»	4—7	2	2—3	1	3	1	Св
НС		»	2—3	2	2	2	3	2	
НС		»	2—3	2	2	1	3	1	Св
		»		2	2				
		»	5						К
		»		2	2				Св
		»		2	2				
		»	5	2	2				
Гип		»	(2), 4—6	1—2	2	1	2—3	1—2	К
	(Стр)	Оба, Нар	2—16	2	2	1	2—3	0—1	К, Ч, Св
	Ар, Ард—Эл	Нар, (Оба)	(4), 7—30	(2), 3—6			(3)—6	(1)—3	К, Ч
		То же	6—10—(50)	1—2			0—2		
		Нар	7—12	1—(3)			1—(3)	0—(2)	
Эп		»	4	2			2	1	К
	Ар	Нар, Оба	2—12	2—3	1—2	1	4—3	0—1	К (Ч)
	Стр—Эл	Нар, (Оба)	3—Мн	2			2	0	К, Ч, Св
		Нар	6—8				2	0	Ч
		»	4—8	2			4—2	0—1	Ч
	(Ард)	»	6—7	2			2	0—1	Ч
Гип	Ар, Ард—Эл	»	2—4	1—2			1—2	0—1	Ч (Св)
	Ар, Ард—Эл	Нар, (Оба)	2—8	2—3	(1)	(1)	3—4	0—1	Ч (К)
		Нар						1	Ч
Гип	(Эл)	Нар, Оба	1—4	2			2	0—1	Ч
	Кр	Нар, (Оба)	5—20	2	(1)	(1)	2	0—1	Ч (Св)
		Нар	(1)—7—9	2	1		2	1	Ч
	(Ард)	Вн, (Оба)	3	2—3			2—3	0—1	Ч, Св
		Вн							Св
		»				2	1	0—1	Св

вентрицидная апокарпная или семиапокарпная многолистовка, Н — невскрывающаяся ко-
ния (клапанами, разломами и пр.), Мн — много, НС — имеется непрерывный слой или
сома, Ар — ариллус, Ард — ариллоид, Стр — строфиоль, Кр — крыло, Нт — нитевидные
Вн — из производных внутреннего интегумента, Нар — из производных наружного интегу-
случаях «+» — означает наличие признака, «—» — его отсутствие. В скобках указаны редко
данные о наличии или отсутствии признака в литературе не приводятся.

Как видно из табл. 1, наиболее упорядоченно распределяются 2 признака: окраска семян и состав семенной кожуры, в построение которой могут входить производные обоих или только одного, чаще всего внутреннего, интегумента.

В окраске семенной кожуры преобладают 2 цвета: коричневый и черный. Определяется она наличием в клетках семенных покровов нерастворимых в воде полимерных производных танинов — флобафенов, дающих различные оттенки коричневого цвета, и фитомеланинов (алломеланинов), дающих черный цвет. При отсутствии этих веществ семена имеют светлую окраску сероватых или желтоватых тонов. Представители сем. *Commelinaceae* характеризуются своеобразным серебристо-серым цветом семян. Поскольку выяснилось, что окраска семян у однодольных имеет большое систематическое и филогенетическое значение, нами было предпринято специальное исследование этого признака (табл. 2). Для большой группы родов и семейств, относящихся к более примитивным таксонам, характерна коричневая либо (в случае отсутствия пигмента) светлая окраска семян. К этой группе относятся семейства *Melanthiaceae*, *Liliaceae*, *Trilliaceae*, *Dioscoreaceae* и некоторые другие низкоорганизованные таксоны. Группа наиболее продвинутых семейств, представляющая в основном пор. *Asparagales*, имеет семена черного цвета. У части родов из этого порядка семена светлые, что, вероятно, связано с разрушением в процессе созревания тканей наружного интегумента, где обычно и откладываются фитомеланины; иногда черная окраска может маскироваться ариллусом.

Другим важным для систематики и достаточно строго выдержанным признаком является тип строения семенной кожуры. Она может быть образована производными обоих либо только одного, чаще наружного интегумента. Реже встречаются таксоны, у которых в семенной кожуре обнаруживаются только производные внутреннего интегумента. Последний признак имеет ограниченное таксономическое значение. Семенная кожура подобного типа встречается в порядках *Smilacales* и *Asparagales*. У представителей сем. *Typhaceae* семенная кожура вообще не обнаруживается. Как видно из табл. 1, указанные выше особенности строения семенной кожуры почти целиком совпадают с распределением окраски семян: более примитивные таксоны, как правило, с коричневыми семенами и семенной кожурой, образованной производными обоих интегументов; группа более продвинутых таксонов имеет черные семена и семенную кожуру, образованную производными только наружного или реже только внутреннего интегумента. В последнем случае семена светлоокрашенные. Для семейств *Agavaceae*, *Asphodelaceae*, *Asparagaceae* указывается, что семенная кожура состоит из производных только наружного интегумента, однако на приводимых в литературе рисунках часто видны клетки внутреннего интегумента хорошей сохранности. Иногда это можно объяснить изучением не полностью зрелых семян, о чем говорит изображение ядер в клетках семенной кожуры или отсутствие меланинового слоя. Однако у некоторых видов даже из высоко продвинутых семейств элементы внутреннего интегумента могут сохраняться и в кожуре зрелых семян: по R. Wunderlich (1950), у представителей рода *Agave* в зрелой семенной кожуре присутствует один слой клеток внутреннего интегумента; Оганезова (1981б) отмечает это же явление у *Ixiolirion tataricum*. Два слоя клеток внутреннего интегумента сохраняются в семенной кожуре *Cordyline australis* (Немирович-Данченко, 1985). Таким образом, при использовании этого признака в филогенетических исследованиях требуется определенная осторожность.

Другие анализируемые признаки не обладают столь ярко выраженным филогенетическим и макросистематическим значением, но могут быть полезными при выяснении родственных связей в отдельных систематических группах. Рассмотрим их по порядку.

Вентрицидная семиапокарпная многолистовка и происходящая из нее септицидная коробочка часто встречаются в группе примитивных таксонов, но им

ТАБЛИЦА 2

Окраска семян некоторых таксонов однодольных

Исследованные таксоны	Число исследованных видов в роде	Число видов, у которых окраска семян					
		светлая	серая	светло-коричневая	коричневая	темно-коричневая	черная
Dioscoreaceae							
Dioscorea	5				4	1	
Tamus	1				1		
Melanthiaceae и роды, близкие к этому семейству							
Tofieldia	3				3		
Narthecium	2	2					
Helonias	1				1		
Zygadenus	4	4					
Veratrum	3	1		2			
Stenanthium	1	1					
Melanthium	1	1					
Calochortus	1	1					
Uvularia	1				1		
Tricyrtis	4				3	1	
Androcymbium	1				1		
Iphigenia	1					1	
Colchicum	2				1	1	
Merendera	2				1	1	
Ophiopogon	1	1					
Liriope	3	1			1	1	
Роды, близкие к сем. *Liliaceae* s. str.							
Clintonia	3	1		2			
Disporum	5	4		1			
Medeola	1			1			
Streptopus	2	2					
Liliaceae s. str.							
Lilium	14				14		
Tulipa	9				9		
Erythronium	1				1		
Rhinopetalum	3				3		
Cardiocrinum	1				1		
Petilium	1				1		
Fritillaria	4				4		
Gagea	2			2			
Commelinaceae							
Cianotis	1		1				
Commelina	3				1	2	
Palisota	2		2				
Pollia	1		1				
Rhoeo	1		1				
Tinantia	2		2				
Tradescantia	1		1				
Tripogandra	1		1				
Zingiberaceae							
Alpinia	1				1		
Brachychilum	1				1		
Costus	2						2
Globba	2	1		1			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Исследованные таксоны	Число исследованных видов в роде	Число видов, у которых окраска семян					
		светлая	серая	светло-коричневая	коричневая	темно-коричневая	черная
Hedychium	2	2					
Roscoea	1					1	
Bromeliaceae							
Acanthostachys	1					1	
Aechmea	4				4		
Billbergia	1					1	
Bromelia	1					1	
Orthophytum	3					2	1
Pitcairnia	1				1		
Puya	1				1		
Taccaceae							
Tacca	3				1	2	
Pontederiaceae							
Pontederia	1				1		
Eichhornia	1				1		
Smilacaceae							
Smilax	2				2		
Trilliaceae							
Trillium	4	1			3		
Paris	2	1			1		
Amaryllidaceae							
Clivia	2	2					
Cooperia	1						1
Cyrtanthus	1						1
Galanthus	2	1		1			
Habranthus	1					1	
Haemanthus	2	2					
Hippeastrum	4					4	
Leucojum	2				1		1
Narcissus	5						5
Nerine	1					1	
Pancratium	2						2
Sprekelia	1						1
Ungernia	2						2
Vallota	1						1
Iridaceae							
Acidanthera	1				1		
Antholyza	1				1		
Aristea	2			2			
Belamcanda	1						1
Chasmanthe	1				1		
Crocus	3				3		
Cypella	1				1		
Dierama	1				1		
Diplarrhena	1				1		
Gladiolus	4			1	3		
Iris	6				6		
Lapeirousia	1				1		
Libertia	2			2			
Freesia	1				1		

Исследованные таксоны	Число исследованных видов в роде	Число видов, у которых окраска семян					
		светлая	серая	светло-коричневая	коричневая	темно-коричневая	черная
Orthosanthus	1				1		
Romulea	3				3		
Schizostylis	1			1			
Sisyrinchium	5						5
Phormiaceae и роды, близкие к этому семейству							
Phormium	2						2
Dianella	4						4
Eustrephus	1						1
Geitonoplesium	1						1
Simethis	1						1
Hemerocallis	3						3
Hyacinthaceae							
Agraphis	1						1
Albuca	1						1
Bellevalia	2						2
Brimeura	1						1
Chionodoxa	2						2
Dipcadi	1						1
Endimion	2						2
Eucomis	3					2	1
Galtonia	2					1	1
Hyacinthus	1						1
Lachenalia	1						1
Muscari	6						6
Ornithogalum	9					1	8
Puschkinia	1		1				
Scilla	7	1					6
Veltheimia	2						2
Asphodelaceae							
Aloë	4						4
Anemarrhena	1						1
Anthericum	2						2
Arthropodium	3						3
Asphodeline	2						2
Asphodelus	2						2
Bowiea	1						1
Bulbine	2					1	1
Chlorophytum	5						5
Eremurus	5				1	1	3
Gasteria	3						3
Hawortia	3						3
Kniphofia	5						5
Lomatophyllum	1						1
Paradisia	1						1
Alliaceae							
Agapanthus	3						3
Allium	3						3
Blumeria	1						1
Brodiea	2						2
Dichelostemma	2						2
Ipheion	1						1
Nectaroscordum	2						2

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Исследованные таксоны	Число исследованных видов в роде	Число видов, у которых окраска семян					
		светлая	серая	светло-коричневая	коричневая	темно-коричневая	черная
Nothoscordum	2						2
Milla	1						1
Triteleia	1						1
Tulbaghia	1						1
Agavaceae							
Agave	5						5
Beschorneria	1						1
Furcraea	1						1
Hosta	2						2
Yucca	4						4
Doryanthaceae							
Doryanthes	1			1			
Asparagaceae							
Asparagus	8						8
Dracaenaceae							
Cordyline	4						4
Dasylirion	2	2					
Dracaena	4	4					
Nolina	2	2					
Pleomele	1	1					
Sansevieria	1	1					
Polygonatum	6	6					
Majanthemum	2	2					
Smilacina	3	2		1			
Convallariaceae							
Convallaria	1	1					
Ruscaceae							
Danae	1	1					
Ruscus	4	4					
Semele	1	1					

на смену еще в достаточно низкоорганизованных группах приходит локулицидная коробочка. Существенное значение имеет тип вскрывания коробочки для установления систематического положения родов *Blandfordia* (см. ниже) и *Calochortus*.

Ягодообразные плоды и сочные коробочки развиваются в разных отделах системы и пока дают мало информации для систематики. Возможно, что анатомическое исследование ягодообразных плодов выявит разные их типы у однодольных.

Плод костянка встречается в порядках *Arecales*, *Pandanales*, *Typhales*, что можно рассматривать как подтверждение родственных связей этих таксонов. В процессе эволюции имеется определенная тенденция к редукции числа семян в плоде. Однако и среди продвинутых таксонов есть семейства, роды и виды с многосемянными плодами. Малым числом семян характеризуется большинство ягодообразных плодов (*Paris*, *Dioscorea* и др.), но сочные ягодообразные коробочки (*Tacca*, *Trillium*) многосемянны. Сухие малосемянные плоды среди примитивных таксонов очень редки (*Amianthium*). Малосемянность, имеющая определенное систематическое значение, характерна для группы порядков *Arecales*, *Pandanales*, *Typhales*, *Poales*. Использование рассматриваемого признака затрудняется тем, что при большом числе семян точные цифры, как правило, не приводятся. Для более тонкого анализа такие данные весьма желательны. Имеется тенденция к увеличению относительного размера зародыша в процессе эволюции рассматриваемой группы. Зародыши менее 1/3 длины эндосперма среди продвинутых таксонов не встречаются. У примитивных таксонов нередки зародыши в 1/10 длины эндосперма и менее. Но среди примитивных семейств известны и роды с крупным зародышем. Эндосперм зрелых семян может содержать крахмал и гемицеллюлозы. Последние характерны для большинства таксонов данной группы и отсутствуют только в семенах представителей некоторых видов (роды трибы *Veratreae*, части *Arecidae* и, видимо, связанных с ними *Zingiberidae* и *Commelinidae*, у *Aloë*, *Dianella*, *Paris*). При рассмотрении встречаемости запасного крахмала в семенах однодольных может показаться, что он более характерен для примитивных таксонов. Однако сравнение с данными по двудольным (Schnarf, 1931) доказывает, что это, скорее, таксономический, а не филогенетический признак. При характеристике отдельных родов, семейств, а иногда и групп более высокого таксономического ранга (*Zingiberidae*, *Commelinidae*) признак наличия или отсутствия запасного крахмала в семенах, видимо, не имеет филогенетической направленности.

Остатки нуцеллярной ткани в виде непрерывных слоев клеток иногда сохраняются в зрелых семенах некоторых примитивных таксонов (*Tacca*, *Veratrum* и др.), но в виде гипостазы или эпистазы обнаруживаются и в более продвинутых группах.

Важным таксономическим признаком является наличие или отсутствие рафид в клетках семенной кожуры. Отсутствие их всегда приводится как признак, характеризующий сем. *Liliaceae* s. str.; у изученных представителей родов *Clintonia*, *Medeola*, *Disporum*, сближаемых нами с этим семейством, рафид также нет.

По числу слоев клеток тесты и тегмена и по числу типов клеток с утолщенными стенками в семенной кожуре различия в группе исследованных таксонов не очень значительны. Наиболее гистологически сложная семенная кожура характерна для семейств *Stemonaceae*, *Dioscoreaceae* и *Taccaceae*. Примитивного строения семенная кожура, для которой характерно наличие саркотесты и до трех типов клеток тесты, присуща также родам *Gloriosa* и *Littonia*. Эти 2 рода тропических травянистых лиан и по вновь полученным серологическим данным отличаются от других представителей сем. *Uvulariaceae* или подсем. *Melanthioideae* сем. *Liliaceae*, куда их обычно помещают (Чупов, неопубл. данные). Видимо, должен быть поставлен вопрос о пересмотре их систематического положения.

Из других особенностей строения семенной кожуры следует отметить уменьшение у более продвинутых таксонов разнообразия склереид до одного типа или полное их отсутствие.

Заслуживают внимания некоторые специфические признаки семян, характерные для отдельных систематических групп. Так, у большинства родов сем. *Dioscoreaceae* в семенной кожуре имеется так называемый кристаллический слой. Это внутренняя эпидерма наружного интегумента, в клетках которой содержится по одному крупному кристаллу оксалата кальция. Подобное строение семенной кожуры характерно для двудольных.

В семенной кожуре многих представителей сем. *Iridaceae* дифференцируется «липидный слой» (Huber, 1969); его наличие и особенности строения могут иметь значение для надродовой систематики семейства.

Определив направление эволюции и характер распределения различных признаков в пределах рассматриваемого участка филемы, можно сделать ряд выводов, касающихся систематического положения отдельных родов и семейств.

Как указывалось выше, по нашим данным, семейства *Iridaceae* и *Amaryllidaceae* занимают промежуточное положение между примитивными и продвинутыми таксонами. Окраска их семян и строение семенной кожуры это подтверждают: в обоих семействах встречаются как коричневые, так и черные семена. Данный факт остался неизвестным Dahlgren с соавторами (1985), которые указывают для сем. *Iridaceae* семена только коричневой окраски. Тип строения семенной кожуры также варьирует у представителей этого семейства. Часть родов имеет семенную кожуру с хорошо выраженными производными и наружного, и внутреннего интегументов, у других родов производные внутреннего интегумента облитерированы. Есть еще и третья группа родов, у которых теряет клеточную структуру только один из двух слоев внутреннего интегумента (Huber, 1969). В сем. *Amaryllidaceae* подавляющее большинство изученных родов имеет тестальные семена. Только в роде *Hymenocallis* известны семена, содержащие и тесту, и тегмен. Пока семенная кожура изучена менее чем у четверти родов этого семейства.

Роды *Clintonia*, *Disporum*, *Streptopus* чаще всего помещают в трибу *Polygonateae* (*Asparagales*). На основании результатов эмбриологических исследований (Björnstad, 1970) некоторые из этих родов стали сближать с сем. *Liliaceae* s. str. По вновь полученным серологическим данным (Чупов, неопубл. данные), эти 3 рода (вместе с родом *Scoliopus*) действительно тяготеют к сем. *Liliaceae*. Сведения по окраске семян и строению семенной кожуры не противоречат такому сближению и в то же время не согласуются с помещением этих родов в семейства пор. *Asparagales*.

Уже указывалось (Чупов, 1987), что сем. *Philesiaceae* на основе анализа ряда признаков может быть разделено на 2 группы. Роды *Geitonoplesium* и *Eustrephus* имеют адаксиально расположенные на тычиночной нити пыльники, параллельное жилкование листьев и по серологическим и палинологическим данным могут быть сближены с сем. *Phormiaceae*, видимо, в ранге отдельного семейства. Роды *Philesia*, *Lapageria*, *Luzariaga* имеют перигониальные нектарники, абаксиально расположенные на тычиночной нити пыльники, сетчатое жилкование листьев и должны быть помещены среди более примитивных таксонов. Данные по строению семян подтверждают эти выводы: у первых двух родов семена черные и семенная кожура состоит из производных только наружного интегумента, у остальных родов семена светлые при сохраняющейся экзотесте и семенная кожура состоит из производных обоих интегументов.

Наличие септицидной коробочки в сочетании с коричневой окраской семян в роде *Blandfordia* говорит о том, что связь этого рода с представителями порядков *Asparagales* или *Phormiales*, с которыми его обычно сближают, мало вероятна. Вообще этот род характеризуется очень своеобразным сочетанием примитивных и продвинутых признаков. Среди первых — завязь с сидячими рыльцами, септицидная коробочка, семена коричневой окраски, тычинки Tulipa-типа, примитивные сосуды. Среди вторых — сростнолепестный венчик, цветоносный стебель с очень сильно редуцированными листьями, семенная кожура, образованная производными только наружного интегумента. Подобное сочетание признаков разных уровней организации отмечается для пор. *Iridales*, который, как мы считаем, занимает промежуточное положение между примитивными порядками *Melanthiales* — *Liliales* — и продвинутыми членами пор. *Asparagales*. Вероятнее всего, и род *Bladfordia* представляет собой самостоятельный таксон рангом не менее семейства, ответвившийся от общего ствола однодольных на том же уровне, что и пор. *Iridales*.

Важными систематическими признаками могут оказаться образование алейронового слоя в эндосперме и наличие зародышевой крышечки. Обе эти структуры встречаются в семенах представителей подклассов *Commelinidae* и *Zingiberidae*. Общими для них являются и такие признаки, как отложение в тканях соединений кремния и крахмалистый эндосперм. Эти особенности позволяют поставить вопрос о возможно более близких родственных отношениях между двумя подклассами (или надпорядками, как их иногда принимают), чем это обычно признается.

У представителей подклассов *Zingiberidae* и *Arecidae* в тканях семян встречаются кристаллические и аморфные соединения кремния и специфические кристаллоносные клетки — стегматы. C. Metcalfe (1961), кроме того, указывает на сходство у этих таксонов строения проводящих пучков и на наличие тетрацитных устьиц. Следует добавить, что оба подкласса склонны к образованию гигантских форм, имеют листья с развитыми черешками, до 6-клеточных слоев в стенках пыльников (у других однодольных, кроме *Amaryllidaceae* и *Hypoxidaceae*, 1—2 слоя), микропиле образуется обоими интегументами (эмбриологические данные приводятся по: Поддубная-Арнольди, 1982). В настоящее время мы располагаем серологическими данными, также указывающими на вероятную близость этих двух подклассов (Чупов, неопубл. данные). Интересно, что обсуждаемая здесь связь между *Commelinidae* и *Zingiberidae*, *Zingiberidae* и *Arecidae* подтверждается также распределением встречаемости в клеточных стенках однодольных феруловой кислоты (Harris, Hartley, 1980) и особенностями микроморфологии кристаллоидов эпикутикулярного воска (Barthlott, Frölich, 1983).

Таким образом, анализ особенностей строения семян (и частично плодов) выявляет 2 очень важных для макросистематики однодольных признака: окраску семян, связанную с особенностями биохимической эволюции растений, и степень участия в построении семенной кожуры производных наружного и внутреннего интегументов. При использовании предлагаемого нами варианта системы их систематическое и эволюционное значение выявляется более четко, чем при использовании систем H. Huber (1969) или Dahlgren с соавторами (1985). Выявлен также ряд признаков, полезных для систематики отдельных групп однодольных.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К., Меликян А. П. О происхождении и основных направлениях эволюции плодов и семян покрытосеменных. — Вестн. ЛГУ, 1982, № 9, с. 23—30. — *Меликян А. П.* Сравнительная анатомия спермодермы представителей порядка *Nymphaeales*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1964. 22 с. — *Меликян А. П.* О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов семенных растений. — ДАН АрмССР, 1972, т. 55, № 44, с. 239—243. — *Меликян А. П.* Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Ереван, 1973. 52 с. — *Меликян А. П., Мурадян Л. Г.* Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Anthemideae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1123—1133. — *Немирович-Данченко Е. Н.* Сем. *Dracaenaceae*. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л.: Наука, 1985, с. 108—113. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре семенной и плодовой оболочек лилейных в связи с систематикой семейства. — Биол. журн. Армении, 1980а, т. 33, № 5, с. 487—495. — *Оганезова Г. Г.* Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb. — Бот. журн., 1980б, т. 66, № 5, с. 702—713. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Lilioideae* в связи с систематикой. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Вып. 8. Ереван, 1981, с. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых *Liliaceae* в связи с систематикой семейства. 2. *Scilloideae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 772—781. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Сравнительная* анатомия семян. Т. 1. Однодольные. М.; Наука, 1985. 317 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Чупов В. С.* Положение сем. *Liliaceae* s. str. (подсем. *Lilioideae* сем. *Liliaceae* s. lato) в системе. Серологическое исследование. — Бот. журн., 1984а, т. 69, с. 752—761. — *Чупов В. С.* Положение сем. *Liliaceae* s. str. (подсем. *Lilioideae* сем. *Liliaceae* s. lato) в системе. Анализ признаков. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 11, с. 1451—1461. — *Чупов В. С.* Некоторые особенности эволюции тычинки и частей околоцветника покрытосеменных. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 3, с. 323—333. — *Чупов В. С.* О положении родов *Geitonoplesium* и *Simethis* в системе. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 7, с. 904—908. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 101—110. — *Barthlott W., Frölich D.* Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularen Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. — Plant Syst. Evol., 1983, vol. 142, N 3—4, S. 171—185. — *Björnstad I.* Comparative embryology of *Asparagoideae* — *Polygonateae* (*Liliaceae*). — Nytt Mag. Bot., 1970, vol. 17, N 3—4, p. 169—207. — *Boesewinkel F., Bouman F.* The seed: structure. — In: Embryology of angiosperms / Ed. B. M. Johri. Berlin; Heidelberg: Springer, 1984, S. 567—609. — *Bouman F.* The ovule. — Ibid., S. 123—153. — *Corner E. J.* The annonaceous seed and its four integuments. — New Phytol., 1949, vol. 48, N 3, p. 332—364. — *Corner E. J.* The seeds of dicotyledons. Vol. 1. London, 1976. 311 p. — *Dahlgren R.* A system of classification of angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Notis, 1975, vol. 128, N 1, p. 119—147. — *Dahlgren R., Clifford H.* The monocotyledons. A comparative study. London; New York; Academ. Press, 1982. 378 p. — *Dahlgren R., Clifford H., Yeo P.* The families of the monocotyledons. Berlin: Springer, 1985. 520 p. — *Engler A. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 5. Aufl. Bd 2. Leipzig: Engelmann, 1888. 707 S. — *Harris P., Hartley R.* Phenolic constitutiens of the cell walls of monocotyledons. — Bioch. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 2, p. 153—160. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhaltnisse der Lilienfloren. — Mit. Bot. Staatssamml. München, 1969, Bd 8, S. 212—538. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1930. 705 S. — *Kunth K.* Enumeratio plantarum. Bd 4. Stutgardiae; Tubingae: Cottae, 1843. 752 S. — *Metcalfe C.* The anatomical approach to systematics. — In: Recent advances in botany / Ed. H. Heywood. Vol. 1. 1961, p. 146—150. — *Pijl L. van der.* Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer, 1972. 162 S. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin: Springer, 1931. 354 S. — *Stebbins G. L.* Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge (Mas.): Harvard Univ. Press, 1974. 399 p. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Takhtajan A. L.* Floristic regions of the world. Berkeley: Univ. Calif. 1986. 523 p. — *Thorne R.* Phylogenetic classification of the *Angiospermae.* — Evol. Biol., 1976, vol. 9, p. 35—106. — *Uhl N. W., Moore H.* The palm gynoecium. — Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, N 10, p. 945—992. — *Wunderlich R.* Die *Agavaceae* Hutchinsons in Lichte ihrer Embryologie. Österr. Bot. Z., 1950, Bd 97, Hf 3—5, S. 437—502.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 III 1987.

SUMMARY

It is shown that seed colour plays important part in macrosystematics of monocotyledonsas well as. The presence of tannins of different degree of polymerization in the cells of the outer epidermis and the extent of the involvement of the outer and inner integument derivatives in the mature seed coat are responsible for the different cell colour. The seed number, the embryo size, the presence of reserve starch and hemicelluloses in endosperm, as well as the cell composition of different layers of seed coat have limited taxonomical significance.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.572.2

В. Н. Косенко, И. Г. Левичев

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДОВ *GAGEA* И *LLOYDIA* (*LILIACEAE*)

V. N. KOSENKO, I. G. LEVICHEV. POLLEN MORPHOLOGY IN THE GENERA *GAGEA* AND *LLOYDIA* (*LILIACEAE*)

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 37 видов рода *Gagea* и 2 видов рода *Lloydia*. Пыльцевые зерна всех исследованных видов дистально-1-бороздные. В пределах родов отмечены различия в размере пыльцевых зерен, толщине экзины, строении борозды и главным образом в характере скульптуры экзины. Выявлено несколько типов экзины: мелко-, крупносетчатая, сетчатая, мелкобугорчатая и бугорчатая. По набору палиноморфологических признаков роды *Gagea* и *Lloydia* очень близки друг к другу и достаточно хорошо отличаются от родов *Tulipa*, *Calochortus* и *Ixiolirion*. Роды *Gagea* и *Lloydia*, как и виды рода *Lilium*, имеют дробное строение стенки ячей на поверхности экзины. По скульптуре экзины *Lloydia tibetica* наиболее близка к группе видов рода *Lilium*. Не обнаружено корреляции между традиционно выделяемыми надвидовыми категориями рода *Gagea* и морфологией пыльцы.

R. A. Salisbury (1806) выделил из линнеевского рода *Ornithogalum* L. группу из 7 видов, отличных от прочих птицемлечников формой соцветия, желтым околоцветником и другими признаками, в самостоятельный род *Gagea* Salisb. По современным представлениям, это крупный полиморфный род, объединяющий в себе от 70 (Willis, 1973) и 90 (Uphof, 1958—1960; Melchior, 1964) до 129 (Stroh, 1937) видов, хотя общее число опубликованных номенклатурных комбинаций приближается к 500. По мнению одного из авторов статьи, признаваемое число видов (даже самое большое) соответствует лишь половине истинного объема рода, что подтверждается исследованиями последних лет (Левичев, 1981, 1982а, 1982б, 1983; Красовская, Левичев, 1986). Современным центром видового разнообразия признана горносреднеазиатская провинция, насчитывающая более 80 видов рода.

В отношении секционного деления рода также нет единого мнения. Существует целый ряд систем (Koch, 1837; Boissier, 1881; Pascher, 1904, 1909; Terraciano, 1905, 1906; Uphof, 1958—1960; Давлианидзе, 1976, 1979), которые, несмотря на усовершенствования их каждым последующим автором, не дают представления об естественной структуре рода и не вскрывают возможные пути его эволюции. Каждая из названных систем в своей основе базируется либо на числе луковиц, либо на форме семени, или на сочетании этих признаков.

Небезынтересно, что А. И. Введенский — систематик, хорошо знавший род *Gagea*, — в своих последних работах отказался от его секционного деления. Он считал род недостаточно изученным и подчеркивал необходимость исследования гусиных луков на живом материале (Введенский, 1923, 1932, 1963). Такие исследования как в природе, так и на базе живой коллекции рода *Gagea* ведутся одним из авторов данной статьи (И. Г. Левичевым) в течение 10 лет. Это позволило достаточно подробно изучить морфологическую изменчивость представителей рода в онтогенезе. Накопленный материал не позволяет однозначно трактовать признаки, традиционно использовавшиеся в построении систем рода. Выявлено достаточно много переходных структур, что исключает однозначное толкование признака и определение места данного бинома в существующих системах. Чрезвычайно ярко выраженная гетеробатмия и разная степень неотенизации каждого вида осложняют построение логически оправданной структуры рода, хотя группы родства обособляются в нем достаточно четко. Группы родства — более дробные и естественные категории внутриродового деления, чем секции и подсекции. Их естественность обусловлена всей совокупностью морфологии, а не строится на общности какого-либо одного, произвольно выбранного признака. Под группами родства мы понимаем совокупность видов с единым габитусом. Это единство исходит из высокой степени общности строения надземной части растения, а именно морфологии цветка, формы соцветия, поперечного сечения стебля и прикорневого листа. Внутри групп родства виды различаются по одному, реже по двум-трем существенным признакам. Эти различия базируются на признаках органов вегетативного размножения, реже на особенностях оболочек луковиц, строении и расположении листьев, ориентации цветоножек и цветков, размерах и опушении. На основе групп родства более объективен переход к укрупненным внутриродовым категориям: рядам, секциям и т. д.

По имеющемуся в нашем распоряжении материалу было выделено более 30 групп. Эту цифру нельзя считать окончательной — исследованиями не охвачено значительное число средиземноморских и переднеазиатских видов.

Вопрос об объеме рода *Lloydia* Reichenb. также остается открытым. По мнению одних авторов (Krause, 1930; Мордак, 1982), в этом роде насчитывается до 20 видов, другие же систематики (Greuter, 1970) рассматривают *Lloydia* как монотипный род, представленный наиболее широко распространенным видом *L. serotina*. Отсутствие четких родовых критериев позволило разным исследователям относить одни и те же образцы к различным родам (*Lloydia*, *Gagea*, *Giraldiella* Dammer, *Szechenyia* Kanitz. и др.). Установить объем рода и степень его близости с другими родами возможно только при сравнительно-морфологическом исследовании онтогенеза.

Мы изучали пыльцевые зерна *Lloydia serotina* и *L. tibetica*, а также еще двух видов рода *Lloydia* (*G. lloydioides* и *G. triflora*), которые вслед за рядом авторов (Greuter, 1970; Shue, 1980) мы включаем в род *Gagea*.

Большинство современных авторов (Hutchinson, 1934, 1959; Buxbaum, 1937, 1958; Melchior, 1964; Хохряков, 1975; Мордак, 1982; Тахтаджян, 1987) рассматривают род *Gagea* в объеме сем. *Liliaceae*, сближая его с *Lloydia* и располагая эти 2 рода рядом с трибой тюльпановых. Лишь F. Buxbaum (1958) помещал между родами *Gagea* и *Szechenyia*, с одной стороны, и родами *Giraldiella* и *Lloydia*, с другой стороны, род *Ixiolirion* Herb., а между *Lloydia* и трибой *Tulipeae* — род *Calochortus* Pursh. Последнее совершенно не согласуется с современными представлениями: *Calochortus* рассматривается как наиболее примитивное монотипное сем. *Calochortaceae* Dumort., а *Ixiolirion* входит в достаточно продвинутое сем. *Amaryllidaceae* Jaume. Роды *Szechenyia* и *Giraldiella* по современным взглядам не имеют самостоятельного значения и включаются в состав родов *Gagea* и *Lloydia* соответственно.

Поиски путей построения по возможности более естественной системы рода *Gagea* побудили нас обратиться к палиноморфологическому изучению в надежде установить степень соответствия палинологических данных принятым группам родства и определить сходство рода *Gagea* с родом *Lloydia* и другими близкими родами сем. *Liliaceae* по строению оболочки пыльцевых зерен.

Род *Gagea* в сравнительно-палиноморфологическом плане изучен крайне недостаточно, практически отсутствуют данные о среднеазиатских видах. В литературе имеются сведения о морфологии пыльцы лишь нескольких видов этого рода, полученные с использованием светового (Куприянова, 1948; Erdtman, 1952; Гладкова, Самойлович, 1954; Beug, 1963; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1980) и сканирующего электронного (Тарасевич, 1983) микроскопов. Электронно-микроскопическое исследование оболочки пыльцевых зерен среднеазиатских видов *Gagea* и *Lloydia* проведено впервые. Всего исследовано 24 группы родства (37 видов) в роде *Gagea* и 2 группы (2 вида) в роде *Lloydia*. В большинстве своем каждая группа представлена одним видом, реже группа включает 2—4 вида. Бóльшая часть изученных гербарных образцов хранится в Гербарии Института ботаники АН УзССР (TASH), остальные — в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН ГССР (TBI). Одновременно многие из исследованных образцов (часть тех же сборов) культивируются (номера указаны в таблице под индексом К) на экспериментальном участке при Институте ботаники АН УзССР в г. Ташкенте.

Пыльцевые зерна изучены с помощью светового (NF, Zeiss) и сканирующего электронного (Jeol, JSM-35C) микроскопов. Методика приготовления материала и принятая терминология для описания пыльцевых зерен изложены в предыдущих публикациях (Косенко, 1987а, б). Результаты измерения основных параметров пыльцевых зерен (в мкм) и детали поверхности экзины представлены в таблице. Последовательность расположения видов *Gagea* в таблице определена по данным палиноморфологии и главным образом по признакам строения поверхности экзины. Виды, характеризующиеся мелкобугорчатой экзиной, находятся в начале таблицы, и соответственно виды с сетчатой экзиной и дробными однорядными стенками ячей — в конце таблицы.

В первой графе таблицы указаны порядковые номера групп родства. Группы с набором примитивных черт имеют наименьшие номера. Для таких групп характерны ярко выраженная мезофильность, плосколистность, олиственность и ветвистость соцветия, вальковатость семян, отсутствие неотенизации. К наиболее продвинутым группам отнесены облигатные ксерофилы с редуцированным листовым аппаратом и соцветием, в меньшей или большей степени плоскосемянные, со значительной степенью неотонизации. Однако эволюционным этот порядковый ряд быть не может, поскольку развитие рода шло пучком параллельных линий и соседние порядковые номера зачастую принадлежат группам родства из разных линий с разным перечнем принятых во внимание признаков. Виды одной группы родства отмечены буквенными индексами (1а, 1б и т. д.).

Результаты и обсуждение

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Gagea* дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные (большинство видов) — от 49.9—53.7×71.0—76.8×49.9—51.8 мкм (*G. pseudoerubescens*) до 30.7—36.4×51.8—57.6×30.7—32.6 мкм (*G. vegeta*) — или среднего размера — от 30.7—34.5×46.8—49.9×28.8—30.7 мкм (*G. dschungarica*) до 23.0—26.8×36.4—42.2×21.1—30.7 мкм (*G. olgae*). Борозда длинная, у большинства видов равна длине большого экваториального диаметра (табл. I, *9*; II, *2*; III, *3*), сравнительно широкая. Значительно реже (*G. ferganica*, *G. gageoides*, *G. pseudoerubescens*, *G. vegeta*) концы борозды заходят на проксимальную сторону либо по длине борозда несколько меньше длины большого экваториального диаметра (*G. filiformis*, *G. joannis*, *G. axialis*). Наиболее широкие борозды (до 12.0 мкм) имеют пыльцевые зерна *G. emarginata*, *G. filiformis*, *G. bulbifera* (табл. III, *1*), наиболее узкие (до 4.0 мкм) — *G. tenuifolia* (табл. II, *2*). Концы борозды закругленные (табл. I, *9*; II, *2—4*; III, *1*) либо заостренные (табл. I, *4*, *7*). У *G. vegeta* и *G. aberrans* (табл. III, *10*) борозда значительно сужается в центре. Край борозды неровный, нередко рваный (табл. III, *1*). Экзина толщиной от 1.5 до 2.0 мкм; мелкобугорчатая, мелкосетчатая, сетчатая и бугорчатая. Эктэкзина тектатная. Мелкобугорчатая экзина образована слабо дифференцированными, плотно прилегающими друг к другу столбиками, диаметром 0.2—

Сравнительно-морфологическая характеристика

№ группы родства	Вид	Размер пыльцевых зерен	Экзина		Элементы структуры экзины		
			толщина	поверхность	размер ячей или бугорков	толщина стенки ячей	строение стенки ячей
5	*G. chanae* Grossh.	28.8—30.7×49.9—51.8×28.8—30.7	2.0	Мелкобугорчатая	0.3—0.5	—	—
6	*G. tesquicola* A. Krasnova	30.7—32.6×46.0—49.9×28.8—30.7	1.5	То же	0.3—0.5	—	—
10	*G. pauciflora* Turcz. ex Ledeb.	28.8—30.7×44.1—48.0×24.9—28.8	1.5	» »	0.3—0.6	—	—
13	*G. lutea* (L.) Ker-Gawl.	32.6—34.5×48.0—51.8×30.7—34.5	1.5	» »	0.2—0.3	—	—
14б	*G. joannis* Grossh.	34.5—38.4×53.7—55.6×30.7—32.6	2.0	» »	0.3—0.5	—	—
20	*G. eximia* Levichev *nom. nudum*	34.5—38.4×55.6—61.4×23.4—36.4	1.5	» »	0.3—0.5	—	—
1а	*G. pseudoerubescens* Pasch.	49.9—53.7×71.0—76.8×49.9—51.8	2.0	Мелкосетчатая	0.2—1.0	1.0—1.5	Дробные, многорядные
1в	*G. filiformis* (Ledeb.) Kunth	32.6—38.4×44.1—48.0×28.8—30.7	1.5	То же	0.2—0.8	1.0—1.5	То же
2	*G. dschungarica* Regel	30.7—34.5×46.8—49.9×28.8—30.7	2.0	» »	0.2—0.6	1.0—1.2	» »
4	*G. tenera* Pasch.	32.6—36.4×51.8—55.8×32.6—34.5	1.5	» »	0.2—0.6	1.0—1.2	» »
7	*G. turkestanica* Pasch.	36.4—40.3×51.8—57.6×32.6—36.4	1.5	» »	0.2—0.8	1.0—1.2	» »
8	*G. capusii* Pasch.	34.5—36.4×49.9—53.7×32.6—34.5	1.5	» »	0.2—0.4	1.0—1.2	» »
14а	*G. emarginata* Kar. et Kir.	42.2—46.0×63.3—69.1×40.3—44.1	2.0	» »	0.2—0.6	1.0—1.2	» »
15а	*G. olgae* Regel	23.0—26.8×36.4—42.2×21.1—23.0	1.5	» »	0.2—0.4	1.0—1.2	» »
21б	*G. graminifolia* Vved.	36.4—40.2×51.8—55.8×30.7—34.5	1.5	» »	0.2—0.4	1.0—1.2	» »
22в	*G. tenuifolia* (Boiss.) Fomin	34.5—38.4×49.9—57.7×32.6—42.2	2.0	» »	0.2—0.8	1.0—2.0	» »
11	*G. lloydioides* (Kanitz) Pasch.	30.7—32.6×44.1—48.0×24.9—30.7	1.5	Сетчатая	0.4—2.0	1.0—1.5	» »
12	*G. bulbifera* (Pall.) Salisb.	42.2—46.0×57.6—65.2×42.2—46.0	1.5	»	0.4—2.0	1.0—1.5	» »
15б	*G. axialis* Levichev nom. nudum	26.8—28.8×42.2—46.0×24.9—26.8	1.5	»	0.3—1.0	1.0—2.0	» »
21а	*G. vegeta* Vved.	30.7—36.4×51.8—57.6×30.7—32.6	1.5	»	0.4—1.5	1.0—1.5	» »
21в	*G. ludmilae* Levichev	44.1—48.0×69.1—74.8×42.2—44.1	2.0	»	0.4—1.0	1.0—2.0	» »
22г	*G. caroli-kochii* Grossh.	30.7—36.4×48.0—55.6×30.7—36.4	2.0	»	0.4—1.5	1.0—2.0	» »
22а	*G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. fil.	34.5—36.4×53.7—57.6×34.5—36.4	2.0	»	0.3—1.0	1.0—1.5	» »
22б	*G. kamelinii* Levichev	44.1—46.0×65.2—71.0×40.3—44.1	2.0	»	0.3—1.0	1.0—1.5	» »
23	*G. divaricata* Regel	40.3—42.2×57.6—61.4×38.4—42.2	2.0	»	0.4—1.5	1.0—2.0	» »
24	*G. incrustata* Vved.	32.6—36.4×51.8—55.8×30.7—32.6	1.5	»	0.4—1.0	1.0—2.5	» »
1б	*G. confusa* Terr.	31.5—36.4×61.4—67.2×32.6—36.4	1.5	»	0.5—1.5	1.0—1.2	Дробные, однорядные
9	*G. triflora* (Ledeb.) Schult. et Schult.	34.5—38.4×53.7—61.4×30.7—34.5	2.0	»	0.5—1.5	1.0—1.2	То же

пыльцевых зерен видов родов *Gagea* и *Lloydia*

Строение борозды			Исследованные образцы
скульптура мембраны	размер бугорков на мембране	конец борозды	
Бугорчатая	1.0	Закругленный	ГССР, окр. Тбилиси, г. Кор-Оглы, 1965, М. Т. Давлеанидзе 8—3 (TBI)
»	2.0	»	Будапештский бот. сад, 1976, S. Priszter, И. Г. Левичев (K-64)
»	1.0	»	Горно-Алтайская АО, р. Чарым, 1979, Н. И. Золотухин (LE)
»	1.0	»	ГССР, окр. Тбилиси, Гуделиский лес, 1965, Гвиниашвили, М. Т. Давлианидзе (TBI)
»	1.0	»	АрмССР, Мегринский р-н, Джиндара, 1966, М. Т. Давлианидзе 56-3 (TBI)
»	2.0	Заостренный	Хр. Кетмень-Чапты, близ Байсуна, 1982, И. Г. Левичев (K-156)
	2.0	Закругленный	Чаткальский хр., Зиндонсай, 1979, И. Г. Левичев (TASH)
»	1.0	Заостренный	Чаткальский хр., Зиндонсай, 1979, И. Г. Левичев (TASH) (K-21)
»	3.0	Закругленный	Чаткальский хр., Тереклисай, 1977, И. Г. Левичев (TASH) (K-109)
»	1.0	»	Чимкентская обл., хр. Боролдай, 1978, И. Г. Левичев (TASH) (K-56)
»	1.0	»	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1974, И. Г. Левичев (TASH) (K-1)
»	2.0	»	Заравшанский хр., пер. Аман-Кутан, 1982, И. Г. Левичев (TASH) (K-61)
»	3.0	Заостренный	Чаткальский хр., Башкызылсай, Заркент-Куль, 1978, И. Г. Левичев (TASH) (K-28)
»	2.0	Закругленный	Чаткальский хр., Кучкак, 1978, И. Г. Левичев (TASH) (K-33); 27 км от Сталинабада, р. Варзоб, 1957, Григорьев 36 (LE)
»	1.0	»	Ташкентская обл., пос. Самсарак, 1976, И. Г. Левичев (TASH) (K-26)
»	3.0	»	АрмССР, г. Боз-Бурун, 1949, Ахвердов, Мирзоев (TBI); Копет-Даг, 1980, И. Г. Левичев (TASH) (K-152)
»	1.0	»	Тибет, бас. р. Хуань-Хэ, р. Серг-Гю, П. Ф. Ладыгин 69 (LE)
»	1.0	»	Жигулевский заповедник, гора Малая Бахилова, 1983, С. Саксонов (K-271)
»	2.0	Заостренный	Гиссарский хр., нижнее течение р. Тупаланг, 1982, И. Г. Левичев (K-37)
»	1.0	Закругленный	Гиссарский хр., р. Сангардак, 1983, И. Г. Левичев (TASH) (K-73)
»	2.0	Заостренный	Чаткальский хр., пос. Паркент, 1980, Л. Красовская (TASH) (K-16)
»	1.0	»	АрмССР, Мегринский р-н, ущ. Айкегет, 1958, Э. Ц. Габриэлян 70135 (TBI)
»	2.0	»	АрмССР, окр. Еревана, 1979, И. Г. Левичев (K-32)
»	2.0	»	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1982, И. Г. Левичев (TASH) (K-122)
»	2.0	»	Кызыл-Кум, хр. Букантау, 1985, Л. Красовская (TASH); пески по р. Или, 1930, Никитин (LE)
»	2.0	»	Моголтау, близ Ленинабада, 1983, И. Г. Левичев, Ф. О. Хасанов (TASH) (K-261)
»	1.0	Закругленный	АрмССР, Мегринский р-н, с. Личк, 1966, М. Т. Давлианидзе 55-2 (TBI)
»	1.0	»	Восточная Сибирь, Ледебур (LE)

№ группы родства	Вид	Размер пыльцевых зерен	Экзина		Элементы структуры экзины		
			толщина	поверхность	размер ячей или бугорков	толщина стенки ячей	строение стенки ячей
16а	*G. gageoides* (Zucc.) Vved.	34.5—36.4×51.8—55.8×32.6—34.5	1.5	Сетчатая	0.5—1.5	1.0—1.2	Дробные, однорядные
16б	*G. aberrans* Levichev nom. nudum	32.6—34.5×57.6—59.6×28.8—30.7	1.5	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
17а	*G. glaucescens* Levichev	32.6—34.5×65.2—69.1×30.7—32.6	1.5	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
17б	*G. gymnopoda* Vved.	36.4—38.4×55.6—67.2×30.7—34.5	2.0	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
18а	*G. ova* Stapf	34.5—36.4×53.7—56.8×32.6—36.4	1.5	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
18б	*G. paniculata* Levichev	36.4—38.4×55.6—57.6×32.6—36.4	2.0	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
19а	*G. pamiroalaica* Levichev	34.5—36.4×63.3—65.2×32.6—36.4	2.0	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
19б	*G. ferganica* Levichev nom. nudum	42.2—44.1×69.1—72.9×40.3—42.2	2.0	»	0.5—1.5	1.0—1.2	» »
3	*G. dubia* Terr.	36.4—38.4×63.3—67.2×36.4—38.4	2.0	Бугорчатая	0.4—1.0	—	—
1	*L. serotina* (L.) Reichenb.	30.7—38.4×57.6—61.4×28.8—36.4	2.0	Мелкосетчатая	0.4—1.0	0.8—1.5	Дробные, многорядные
2	*L. tibetica* Baker ex Oliver	44.1—48.0×61.4—67.2×40.3—42.2	2.0	Крупносетчатая	1.0—4.0	0.8—1.5	Дробные, однорядные

0.6 мкм (табл. I, *1*—*3*). Мелкосетчатая экзина очень близка по структуре к мелкобугорчатой. Столбиковый слой мелкобугорчатой и мелкосетчатой экзины по толщине значительно меньше покрова. Ячеи мелкосетчатой поверхности размером 0.2—1.0 мкм; стенки ячей шириной 1.0—1.5 мкм, дробные, многорядные, составлены мелкими, почти округлыми бугорками диаметром 0.2 мкм (табл. I, *4*, *10*—*12*; II, *1*). Сетчатая поверхность экзины отличается от мелкосетчатой более крупными ячеями (0.3—2.0 мкм) с более широкими стенками. Стенки ячей сетчатой поверхности бывают двух типов: многорядные (табл. II, *5*, *8*; III, *6*), аналогичные по строению стенкам ячей мелкосетчатой поверхности, и однорядные (табл. III, *8*, *9*), образованные сравнительно крупными, продолговатой формы (длиной 1.0 мкм, шириной 0.2 мкм) бугорками. Для бугорчатой поверхности характерны бугорки диаметром 0.4—1.0 мкм, находящиеся на некотором расстоянии друг от друга и лежащие как бы на разной высоте (табл. IV, *4*).

У большинства видов рода *Gagea* рисунок экзины по всей поверхности пыльцевого зерна одинаков (табл. I, *8*; II, *2*, *4*; IV, *1*, *2*). У пыльцевых зерен *G. capusii*, *G. divaricata* и *G. kamelinii* размер ячей сетки наибольший в центре проксимальной стороны и постепенно уменьшается по направлению к концам пыльцевого зерна и краям борозды (табл. III, *5*). Пыльцевые зерна *G. dubia* отличаются от таковых остальных изученных видов рода *Gagea* бугорчатой экзиной на проксимальной стороне (табл. IV, *3*, *4*), которая постепенно переходит в сетчатую с однорядными дробными стенками ячей на дистальной стороне (табл. IV, *5*). Выделение самостоятельного бугорчатого типа экзины, соответствующее единому принципу описания и сравнения элементов скульптуры экзины в центре проксимальной стороны, является в некоторой степени условным,

Продолжение

Строение борозды			Исследованные образцы
скульптура мембраны	размер бугорков на мембране	конец борозды	
Бугорчатая	1.0	Закругленный	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1976, И. Г. Левичев (TASH) (K-17)
»	1.0	»	Заравшанский хр., пер. Аман-Кутан, 1980, И. Г. Левичев (TASH) (K-155)
»	1.0	»	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1976, И. Г. Левичев (TASH) (K-88)
»	1.0	»	Хр. Кетмень-Чапты, близ. Байсуна, 1980, И. Г. Левичев (TASH) (K-308)
»	1.0	»	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1976, И. Г. Левичев (TASH) (K-124)
»	1.0	»	Чаткальский хр., Башкызылсай, 1978, И. Г. Левичев (TASH) (K-77)
»	1.0	»	Хр. Кетмень-Чапты, близ Байсуна, 1981, И. Г. Левичев (TASH) (K-103)
»	1.0	»	Предгорья Туркестанского хр., Белесынык, 1981, И. Г. Левичев (TASH) (K-175)
»	1.0	»	ГССР, окр. Тбилиси, 1980, М. Т. Давлианидзе (K-159); Северный Кавказ, между ст. Кума и с. Воронцо-Александровская, 1954, Г. П. Непли (LE)
»	2.0	Заостренный	Алтай, Семипалатинская обл., р. Таубекат, 1911, Резниченко (LE); Тянь-Шань, Киргизский хр., р. Чон-Курчак, 1978, Аверьянов 352 (LE); Мамисонский пер., 1971, А. Харадзе (M-383) (TBI); Казбеги, Бетлемский пер., 1936, К. Гагегиладзе (TBI)
»	1.0	Закругленный	Китай, Сы-Чуань, 1883 (LE)

так как на дистальной стороне экзина аналогична по структуре сетчатому типу.

Скульптура бороздной мембраны у всех видов *Gagea* бугорчатая. Бугорки образованы фрагментами эктэкзины и различаются у отдельных видов по размеру и расположению. У большинства видов бугорки на мембране размером до 2.0 мкм и находятся на значительном расстоянии друг от друга (табл. I, *9*; II, *1*), у некоторых видов они мельче и плотно прилегают друг к другу (табл. I, *5*). Слившиеся между собой и имеющие вид складок бугорки обнаружены у пыльцевых зерен *G. emarginata* и *G. tenuifolia*.

У части видов рода *Gagea* выявлено большое количество деформированных пыльцевых зерен. До 50 % достигает этот показатель в образцах *G. paniculata* и до 70 % — у *G. divaricata*. Деформация проявляется в изменении формы и размера пыльцевых зерен, расположении борозды и в скульптуре экзины.

Результаты исследования морфологии пыльцы видов рода *Gagea* позволяют утверждать, что род с палинологической точки зрения является достаточно однородным. Все изученные виды рода *Gagea* имеют один тип апертур, одинаковый план строения экзины, в случае мелкосетчатой и сетчатой скульптуры — дробное строение стенки ячей. Различаются виды по размеру пыльцевых зерен, толщине экзины, строению борозды и бороздной мембраны. Наибольшее значение при разграничении видов имеет рисунок поверхности пыльцевого зерна, а у видов с мелкосетчатой и сетчатой экзиной — детали строения стенки ячей.

В целом род характеризуется дистально-1-бороздными, крупными или среднего размера пыльцевыми зернами с длинной и достаточно широкой бороздой, тектатной эктэкзиной, мелкобугорчатой, мелкосетчатой и сетчатой экзиной.

Согласно высказанной ранее (Walker, 1974; Мейер, 1980; Мейер, Косенко,

1984) точке зрения относительно направления эволюции спородермы с тектатной столбиковой эктэкзиной, наиболее примитивной является эктэкзина со слабо перфорированным мощным тектумом (покровом), слабо дифференцированным, незначительным по высоте столбиковым слоем и толстым подстилающим слоем. Рассматривая морфологию пыльцы рода *Gagea* с этих позиций, можно предположить, что виды с мелкобугорчатой экзиной наиболее примитивны в роде. Для такого типа экзины характерны плотно прилегающие друг к другу слабо дифференцированные столбики и мощный перфорированный покров (табл. I, *3*) при достаточно толстом подстилающем слое. Пыльцевые зерна с мелкосетчатой экзиной очень близки по структуре своей оболочки к видам с мелкобугорчатой поверхностью и незначительно отличаются большей толщиной покрова по сравнению с толщиной подстилающего слоя (табл. I, *4*). Пыльцевые зерна с сетчатой экзиной, по-видимому, наиболее продвинутые в роде *Gagea*. Сетчатая экзина с многорядными стенками ячей имеет структуру, сходную с мелкосетчатой (табл. III, *2*, *3*). Сетчатая экзина с однорядными стенками ячей образована более дифференцированными столбиками, находящимися на значительном расстоянии друг от друга. Кроме того, у пыльцевых зерен с сетчатой экзиной, как правило, скульптура бороздной мембраны рассеянно-бугорчатая, что, по всей вероятности, также свидетельствует об их эволюционной продвинутости.

Полученные палиноморфологические данные не согласуются с выделенными группами родства как по эволюционной подвинутости, так и морфологической однородности. *G. lutea*, имеющий наибольший ареал, попадает в группу видов с наиболее примитивными палинологическими признаками. В этой палиногруппе сосредоточены виды, выходящие за пределы современного центра их многообразия (горные районы Средней Азии). Напротив, в палинологически продвинутой группе видов подавляющий ее состав представлен среднеазиатскими видами. Исключением являются дальневосточный и северокитайский вид *G. triflora* и вид *G. confusa*, распространенный в Закавказье. Члены единой группы родства, как правило, располагаются в одной палиногруппе, но есть и исключения. Так, *G. axialis* (15б) имеет сетчатую экзину с многорядными стенками ячей, а близкий к нему *G. olgae* (15а) характеризуется мелкосетчатой поверхностью экзины. Более значительные различия в структуре спородермы обнаружены у *G. emarginata* (14а) и *G. joannis* (14б).

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Lloydia*, так же как и видов рода *Gagea*, дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные. Борозды длинные, доходят до концов пыльцевого зерна, сравнительно широкие. Поверхность экзины мелкосетчатая (*L. serotina* — табл. IV, *6*) с многорядными стенками ячей или крупносетчатая (*T. tibetica* — табл. IV, *7*) с однорядными стенками ячей. Дно ячей сетки и мембрана борозды бугорчатые. Край борозды неровный, сходный по строению с таковым пыльцевых зерен видов *Gagea*.

Таким образом, по набору палиноморфологических признаков (тип апертур, структура экзины и главным образом дробное строение стенки ячей) род *Lloydia* близок к роду *Gagea*. По скульптуре экзины пыльцевые зерна *L. serotina* очень близки к видам *Gagea* с мелкосетчатой экзиной. Пыльцевые зерна *Lloydia tibetica* отличаются как от пыльцевых зерен *L. serotina*, так и от таковых всех изученных видов рода *Gagea* очень крупной сеткой на поверхности и по этому признаку проявляют определенное сходство с пыльцевыми зернами отдельных видов рода *Lilium* L.

Выполненное сравнительно недавно М. В. Барановой (1985) палиноморфологическое изучение рода *Lilium* показало, что все виды этого рода обладают крупносетчатой экзиной. По строению стенки ячей сетки автор выделил 3 группы видов. Пыльцевые зерна *Lloydia tibetica* имеют поверхность экзины, сходную с типом I рода *Lilium*.

Анализируя литературные данные (Schulze, 1980; Куприянова, 1983) и результаты, полученные нами (Косенко, неопубл.) при изучении пыльцевых зерен нескольких видов рода *Tulipa* L., можно утверждать, что род *Gagea* существенно отличается по морфологии пыльцы от рода *Tulipa*. При этом необходимо отметить, что внутри рода *Tulipa* прослеживается гетерогенность по числу апертур, их расположению, структуре экзины, а также другим палиноморфологическим признакам. Так, *T. humilis* Herb., *T. montana* Lindl. и *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. f. имеют дистально-1-бороздные пыльцевые зерна со своеобразной мелкосетчато-струйчатой скульптурой, широкой бороздой и крышечкой (оперкулумом) на борозде. Своеобразие струйчатой поверхности состоит в многорядности стенок, представленных целым пучком струй (табл. IV, *8*). Обнаруженная нами струйчатая экзина у отдельных видов сем. *Melanthiaceae* s. l. (род *Gloriosa* и некоторые виды рода *Littonia* — Косенко, 1988) и у отдельных видов рода *Calochortus* (Косенко, 1987а) имеют другое строение, а именно — струйки более тонкие и однорядные.

У пыльцевых зерен *T. praestans* Th. Hoog. и *T. subpraestans* Vved., являющихся также 1-бороздными, борозды узкие и длинные, без крышечки, заходящие своими концами на проксимальную сторону, с иной скульптурой экзины (табл. IV, *9*).

Наиболее оригинальными и редкими среди однодольных (по-видимому, единственный случай) являются 3-апертурные (бороздные?) пыльцевые зерна *T. subquinquefolia* Vved., *T. schrenkii* Regel, *T. tubergiana* Hoog., имеющие нередко почти эллипсоидальную форму и отличную от остальных изученных видов *Tulipa* и *Gagea* скульптуру экзины (табл. IV, *10*, *11*).

Отмеченное ранее (Buxbaum, 1958) сходство рода *Gagea* с родом *Calochortus* или близость рода *Calochortus* к *Lloydia* (Engler, Prantl, 1888) не подтверждаются палинологическими данными. Общими признаками пыльцевых зерен родов *Gagea*, *Lloydia* и *Calochortus* (кроме *C. kennedyi* Port. и частично *C. macrocarpus* Doug.) являются тип апертуры и ее длина. Основное и главное отличие пыльцевых зерен представителей родов *Gagea* и *Lloydia* от таковых рода *Calochortus* состоит в дробном строении стенок ячей сетчатой и мелкосетчатой экзины и соответственно ином расположении столбиков в эктэкзине. Для пыльцевых зерен *Calochortus* (Косенко, 1987а), так же как и для рода *Ixiolirion* (*I. tataricum* (Pall.) Roem. et Schult. и *I. montanum* (Labill.) Herb. — Косенко, неопубл.), характерны сплошные стенки ячей сетки.

Не менее значительны различия по строению спородермы между родами *Gagea* и *Iphigenia* Kunth. Последний по ряду признаков в некоторых вариантах систем рассматривался как исходный для группы *Tulipeae*. Несмотря на то что в настоящее время род *Iphigenia* изучен недостаточно полно, имеющиеся данные по строению спородермы этого рода позволяют констатировать его гетерогенность (Косенко, 1988). Пыльцевые зерна типового вида *I. indica* Kunth, так же как и других изученных видов рода *Iphigenia* (*I. victoria*, *I. juanodii* Schinz., *I. schlechteri* Engl.), значительно отличаются от всех видов рода *Gagea* по скульптуре экзины и в целом не могут рассматриваться как более примитивные по данному признаку. Пыльцевые зерна *I. indica* имеют в строении эктэкзины элементы надпокрова (шипики на фоне мелкосетчатой поверхности), что не согласуется с примитивностью спородермы этого таксона. Экзина остальных изученных видов *Iphigenia*, которые, по мнению А. А. Obermeyer (1960—1961), являются синонимами *Camptorrhiza strumosa* Baker, мелкосетчатая без шипиков, стенки ячей сплошные, отличные по строению от стенок ячей видов *Gagea*. Другие признаки строения пыльцевых зерен, в частности форма борозды и скульптура ее мембраны, не дают основания принять высказанную точку зрения, так как изученные нами образцы названных видов *Iphigenia* достаточно хорошо отличаются по указанным признакам как от *I. indica*, так и от *C. strumosa*. Мелкосетчатая экзина со сплошными стенками ячей, по-видимому, может рассматриваться как наиболее примитивная в сравнении с мелкосетчатой поверхностью с дробными стенками. Однако, учитывая недостаточную степень изученности рода *Iphigenia*, более конкретные выводы о сходстве и эволюционных взаимоотношениях между родами *Iphigenia* и *Gagea* нам кажутся преждевременными.

Исходя из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Род *Gagea* является достаточно гомогенным по данным палиноморфологии. Различия между видами проявляются в размере пыльцевых зерен и борозд, толщине и структуре экзины.

2. Выявленная вариабельность в деталях скульптуры экзины в роде *Gagea* не коррелирует с принимаемыми группами родства и с выделенными ранее секциями и подсекциями.

3. Изученный по серии образцов *Lloydia serotina* очень сходен по строению спородермы с группой видов *Gagea*, обладающих мелкосетчатой экзиной.

4. Пыльцевые зерна *Lloydia tibetica*, так же как и *L. serotina* и группа видов *Gagea*, имеют дробное строение стенки ячей на поверхности экзины и по этому признаку и главным образом по размеру ячей обнаруживают определенное сходство с видами *Lilium*.

5. По набору палиноморфологических признаков (тип апертур, скульптура экзины, размер и форма пыльцевых зерен, скульптура бороздной мембраны) роды *Gagea* и *Lloydia* наиболее близки друг к другу и значительно отличаются от родов *Tulipa*, *Calochortus*, *Iphigenia*, *Ixiolirion*.

6. Наиболее примитивными по строению экзины являются виды с мелкобугорчатой экзиной. Виды *Gagea*, характеризующиеся сетчатой экзиной с однорядными дробными стенками ячей, следует рассматривать как наиболее продвинутые в этом роде.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГРУПП ВИДОВ РОДА *GAGEA* ПО ТИПУ СКУЛЬПТУРЫ ЭКЗИНЫ

1. Экзина мелкобугорчатая. Бугорки диаметром 0.2—0.6 мкм — *G. chanae*, *G. tesquicola*, *G. pauciflora*, *G. lutea*, *G. joannis*, *G. eximia*.

+ Экзина мелкосетчатая. Максимальный размер ячей 1.0 мкм. Стенки ячей дробные, шириной 1.0—1.5 мкм — *G. pseudoerubescens*, *G. filiformis*, *G. dschungarica*, *G. tenera*, *G. turkestanica*, *G. capusii*, *G. emarginata*, *G. olgae*, *G. graminifolia*, *G. tenuifolia*.

2. Экзина сетчатая. Максимальный размер ячей 2.0 мкм. Стенки ячей дробные, шириной 1.0—2.5 мкм . . . . 3.

+ Экзина бугорчатая, переходящая в сетчатую на дистальной стороне . . . . *G. dubia*.

3. Стенки ячей многорядные — *G. lloydioides*, *G. bulbifera*, *G. axialis*, *G. vegeta*, *G. ludmilae*, *G. caroli-kochii*, *G. reticulata*, *G. kamelinii*, *G. incrustata*, *G. divaricata*.

+ Стенки ячей однорядные — *G. confusa*, *G. triflora*, *G. gageoides*, *G. aberrans*, *G. glaucescens*, *G. gymnopoda*, *G. ova*, *G. paniculata*, *G. pamiroalaica*, *G. ferganica*.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 3, с. 297—304. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Определитель растений окр. Ташкента. Вып. 1. Ташкент, 1923, с. 58—62. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 1, вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 257—269. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 212—239. — *Гладкова А. Н., Самойлович С. Р.* Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений. — В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Наука, 1954, с. 634—745. — *Давлианидзе М. Т.* Кавказские представители рода *Gagea* Salisb. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 196 с. — *Давлианидзе М. Т.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 220—231. — *Косенко В. Н.* Морфология пыльцы рода *Calochortus* (*Calochortaceae*). — Бот. журн., 1987а, т. 72, № 6, с. 758—764. — *Косенко В. Н.* Морфология пыльцы *Tofieldieae*, *Narthecieae*, *Melanthieae*, *Xerophylleae* (*Melanthiaceae*). — Бот. журн., 1987б, т. 72, № 10, с. 1318—1331. — *Косенко В. Н.* Морфология пыльцы *Chionographideae*, *Uvularieae*, *Tricyrtideae*, *Scoliopeae*, *Anguilarieae*, *Iphigenieae*, *Glorioseae*, *Colchiceae* (*Melanthiaceae*). — Бот. журн., 1988, т. 73, № 2, с. 172—185. — *Красовская Л. С.*, *Левичев И. Г.* Флора Чаткальского заповедника. Ташкент: Фан, 1986. 174 с. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7, с. 163—262. — *Куприянова Л. А.* Род *Tulipa* L. — В кн.: Споры попоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983, с. 147—149. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1635—1645. — *Левичев И. Г.* Новые виды гусиных луков *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) из родства *Gagea capussii* Terr. — Нов. сист. высш. раст., 1982а, т. 19, с. 62—67. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* из Средней Азии. — В кн.: Бот. мат. Герб. Ин-та бот. АН УзССР. Вып. 20. Ташкент: Фан, 1982б, с. 17—28. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1416—1420. — *Мейер Н. Р.* Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 86—92. — *Мейер Н. Р.*, *Косенко В. Н.* Ультраструктура спородермы некоторых видов семейства *Berberidaceae* s. l. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 7, с. 936—940. — *Мордак Е. В.* Семейство *Liliaceae*. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 72—91. — *Тарасевич В. Ф.* Виды *Gagea* Salisb. и *Lloydia* Reichenb. — В кн.: Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983, с. 137--138. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 194 с. — *Beug H. J.* *Gagea.* — In: Leitfaden der Pollen Bestimmung. Jena: Fischer, 1963, S. 51. — *Boissier E.* Flora orientalis. Vol. 5. Genevae; et Basileae, 1881, p. 203—211. — *Buxbaum F.* Die Entwicklungslinien der *Lilioidea.* 2. Die systematische Stellung der Gattung *Gagea.* — Bot. Arch., 1937, Bd 38, S. 305—397. — *Buxbaum F.* Der morphologische Typus und die systematische Stellung der Gattung *Calochortus.* — Beitr. Biol. Pflanzen, 1958, Bd 34, Hf 3, S. 405—452. — *Engler A.*, *Prantl K.* *Liliaceae.* — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 2, Abt. 5. Leipzig, 1888, S. 11—91. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Greuter W.* The taxonomic position of *Lloydia graeca* (*Liliaceae*) and related species. — Israel. J. Bot., 1970, vol. 19, N 2—3, p. 155—160. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Vol. 2. Monocotyledons. London, 1934. 243 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Vol. 2. Monocotyledons. Oxford: Univ. Press, 1959, 609 p. — *Koch G. D.* Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. 1. Francofurti ad Maenum, 1837. 844 p. — *Krause K.* *Liliaceae.* — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd 15a. Leipzig, 1930, S. 227—386. — *Melchior H.* *Liliaceae.* — In: Engler's A. Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin; Nikolasse, 1964. 520 S. — *Obermeyer A. A.* *Iphigenia* and *Camptorrhiza* in Southern Africa. — Kirkia, 1960—1961, vol. 1, p. 84—87. — *Pascher A.* Übersicht über die Arten der Gattung *Gagea.* — Sitz. Deutsch. Nat.-Schft. med. Ver. für Böhmen «Lotos». Neue Folge., 1904, Bd 24, S. 109—131. — *Pascher A.* Conspectus Gagearum Asiae. — Bul. Soc. Nat. Mos. Nonvel., 1909, t. 19, p. 352—375. — *Radulescu D.* Recherches morphopalynologiques sur la familie *Liliaceae.* — Acta Bot. Horti Buc., 1972—1973, p. 133—249. — *Salisbury R. A.* On the characters of a distinct genus hitherto confounded with *Ornithogalum* and called *Gagea.* — An. Bot., 1806, vol. 2, p. 553—557. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. VI. Der Umfang der *Liliaceae.* — Wis. Ztschr. Friedrich-Schiller Univ. Jena, Math. Nat. R., 1980, Bd 29, N 4, S. 607—636. — *Shue Langzan.* *Gagea.* — In: Flora Reipubl. Pop. Sinicae, 1980, vol. 14, p. 65—79. — *Stroh G.* Die Gattung *Gagea* Salisb. — Beih. Bot. Centrbl., 1937, Bd 57, Abt. 13, S. 485—520. — *Terracciano A.* Gagearum species florae orientalis. — Bul. l'Herb. Bois., 1905, t. 5, ser. 2, N 11—12, S. 1061—1128; 1906, t. 6, N 2, S. 105—120. — *Uphof J. C. Th.* A revision of the genus *Gagea* Salisb. — Plant Life, 1958—1960, vol. 14—16, p. 124—132, 151—161, 163—173. — *Walker J. W.* Primitively columellales pollen: a new concept in the evolutionary morphology of angiosperms. — Amer. J. Bot., 1974, vol. 61 (supl. 5), p. 51. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. Cambridge, 1973. 473 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 21 IX 1987.

SUMMARY

Pollen of 37 species from genera *Gagea* and 2 species from *Lloydia* has been examined by light and scanning electron microscopes. Pollen of all studied species are monosulcate, though they differ in the size, exine thickness, colpus structure and especially in the character of exine sculpture. Several types of exine are recognized: micro-, macro-reticulate, reticulate, microtuberculate and tuberculate. Pollen grains of genera *Gagea* and *Lloydia* are very close but they fairly distinguish from the genera *Tulipa*, *Calochortus* and *Ixiolirion* on this feature. Pollen of the species *Gagea* and *Lloydia* as well as the species of *Lilium* have the similar feature of exine surface, namely fractional structure of the wall of muri. *Lloydia tibetica* is most closely connected with the groyp of the species *Lilium* in exine sculpture. There is no correlation between macromorphology and pollen morphology in the genus *Gagea*.

УДК 581.821 : 537.533.35

О. В. Яковлева

СЛИЗЕВЫЕ КЛЕТКИ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ (ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ)

O. V. JAKOVLEVA. SLIME CELLS OF THE LEAF EPIDERMIS IN THE DICOTYLEDONOUS PLANTS (ELECTRON MICROSCOPE DATA)

Изучена ультраструктура слизевых клеток эпидермы листа у 35 видов двудольных растений. Выявлено 3 типа слизевых клеток, отличающихся между собой по способу локализации слизи относительно клеточной стенки. Первый тип характеризуется тем, что вся секретированная слизь остается в полости клетки. У этих клеток цитоплазма довольно часто отделена от слизи клеточной стенкой. Для второго типа характерно выделение слизи за оболочку клетки. В клетках третьего типа имеется 2 слоя слизи: первый слой (считая от палисадной ткани) находится за пределами эпидермальной клетки, а второй сосредоточен в полости самой клетки. Разные типы слизевых клеток могут встречаться у представителей разных семейств, у видов одного рода, а также в пределах эпидермы листа одного вида.

Слизевыми мы называем клетки эпидермы, которые по форме и размерам практически не отличаются от основных клеток эпидермы, но в то же время содержат в своей полости или выделяют в межклетники мезофилла слизь.

Наиболее широко слизевые клетки распространены в эпидерме листа двудольных растений, среди которых в настоящее время известны представители около 400 родов из 70 семейств (Radlkofer, 1875; Solereder, 1899, 1908; Пясяцкене, 1985). Многие авторы (Wigand, 1863; Radlkofer, 1875; Tschirch, 1889; Solereder, 1899, 1908; Linsbauer, 1930; Раздорский, 1949; Metcalfe, Chalk, 1979) предполагают, что слизь накапливается в результате ослизнения оболочек (главным образом внутренней тангенциальной стенки), и поэтому называют слизевые клетки клетками с ослизняющимися клеточными стенками. Некоторые авторы, например H. Solereder (1908), относят эти клетки к секреторным структурам. У растений существует немало типов высокоспециализированных структур, принимающих участие в биосинтезе и секреции слизей. К ним, в частности, относятся всевозможные железистые волоски, идиобласты, краевые клетки корневого чехлика и т. д. Их строение изучено довольно хорошо как на световом, так и на субмикроскопическом уровнях (Мирославов, 1974; Васильев, 1977; Fahn, 1979; Данилова, Бармичева, 1980; Thorpe, 1984). Ультраструктура слизевых клеток эпидермы исследована еще далеко не достаточно. В литературе имеется лишь несколько работ такого плана (Штейн-Марголина, 1976, 1982; Lyshede, 1977).

Материал и методика

В качестве объектов исследования были взяты листья 35 видов растений, относящихся к 15 семействам (см. таблицу). Материал собирался в Ленинграде (Ботанический сад, оранжереи БИНа), Ленинградской обл. (ст. Горьковское) и Кировске (Полярно-альпийский ботанический сад). Листья растений

Типы слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений

Семейство и вид	Место сбора материала	Тип слизевой клетки									Распределение по эпидермам	
		первый						второй		третий		
		вакуоли с плотным осмиофильным веществом	вакуоли с гранулярным веществом	вакуоли со слизью	клетки без вакуоли	цитоплазма достраивает оболочку	цитоплазма не достраивает оболочку	слизь в пределах эпидермы	слизь в межклетниках мезофилла		верхняя эпидерма	нижняя эпидерма
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Сем. *Ulmaceae* Mirb.												
1. *Ulmus laevis* Pall.	Хоперский зап.	—	—	+	+	+	—	—	—	—	++	+
2. *U. carpinifolia* Rupr. ex Suckow.	Окр. Софии, НРБ	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+++	+++
3. *U. androssowii* Litv.	Бот. сад, Душанбе	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+++	+++
4. *U. glabra* f. *pendula* Huds.	Бот. сад БИНа	—	+	+	+	+	—	—	—	—	++	—
Сем. *Moraceae* Link												
5. *Antiaris toxicaria* (Pers.) Lesch.	Оранжереи БИНа	—	+	—	+	+	—	—	—	—	+++	—
6. *Morus alba* L.	Бот. сад БИНа	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+	—
Сем. *Fagaceae* Dumort.												
7. *Quercus robur* L.	То же	+	—	—	+	—	+	—	—	—	+++	+++
8. *Q. pubescens* Willd.	Окр. Софии, НРБ	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+++	—
Сем. *Betulaceae* S. F. Gray.												
9. *Betula pendula* Roth	Окр. Ленинграда	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+++	+++
10. *B. nana* L.	Кировск	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+++	—
11. *B. nigra* L.	Бот. сад БИНа	—	+	—	—	+	—	+	—	—	+++	—
12. *Corylus avellana* L.	То же	+	—	—	—	+	—	—	—	—	++	+
Сем. *Violaceae* Batsch												
13. *Viola tricolor* L.	Окр. Ленинграда	—	+	—	+	+	+	+	—	—	++	++
Сем. *Salicaceae* Mirb.												
14. *Salix glauca* L.	О. Врангеля	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+++	—
15. *S. alba* L.	Бот. сад, Душанбе	—	+	—	—	+	—	—	—	+	++	+
16. *S. babylonica* L.	То же	—	+	—	—	—	—	—	+	—	++	+

Сем. *Ericaceae* Juss.												
17. *Arbutus unedo* L.	Оранжереи БИНа	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+++	+++
18. *Erica canaliculata* Andr.	То же	+	—	+	—	+	—	—	—	+	+++	—
19. *E. arborea* L.	» »	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+++	—
20. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.	Кировск	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+++	—
21. *Calluna vulgaris* (L.) Hull	Окр. Ленинграда	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+++	—
Сем. *Tiliaceae* Juss.												
22. *Tilia cordata* Mill.	Бот. сад БИНа	+	—	—	+	+	+	+	—	+	+++	++
23. *T. platyphyllos* Scop.	То же	—	+	+	+	+	—	+	—	+	++	+
24. *T. begoniifolia* Stev.	Оранжереи БИНа	—	+	—	+	+	—	+	—	—	+++	+
Сем. *Sterculiaceae* Bartl.												
25. *Theobroma cacao* L.	То же	—	+	+	—	—	+	+	—	—	++	—
Сем. *Rosaceae* Juss.												
26. *Potentilla hyparctica* Malte	О. Врангеля	+	—	+	+	+	—	—	—	—	+++	+++
27. *P. erecta* (L.) Raeusch.	Окр. Ленинграда	+	—	+	+	+	—	—	—	—	++	—
28. *Rosa rugosa* Thunb.	То же	+	—	—	+	+	—	—	—	—	++	+
Сем. *Fabaceae* Lindl.												
29. *Mimosa pudica* L.	Оранжереи БИНа	+	—	—	—	+	—	—	+	—	+++	+++
Сем. *Rutaceae* Juss.												
30. *Phellodendron amurense* Rupr.	Бот. сад БИНа	+	—	—	+	+	+	—	—	—	++	+++
Сем. *Aceraceae* Juss.												
31. *Acer platanoides* L.	Бот. сад БИНа	+	—	—	+	+	—	+	—	+	+++	+++
32. *A. pseudoplatanus* L.	То же	+	—	—	+	—	+	—	—	—	++	—
33. *A. campestre* L.	» »	+	—	—	+	+	—	—	—	—	++	—
Сем. *Rhamnaceae* Juss.												
34. *Frangula alnus* Mill.	» »	—	+	+	—	+	—	—	—	—	++	+
Сем. *Caprifoliaceae* Juss.												
35. *Lonicera xylosteum* L.	» »	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	++

Примечание. В графах 12 и 13 показана частота встречаемости слизевых клеток в эпидерме без разделения их на типы: «+» — единичные слизевые клетки, «++» — группы слизевых клеток, «+++» — практически все клетки слизевые.

с о. Врангеля привезены в основном фиксаторе (глутаральдегид) сотрудником Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Т. Г. Полозовой, дофиксацию и заливку материала в смолу проводили в Ленинграде. Зафиксированный и залитый в смолу материал любезно предоставлен нам из г. Душанбе Л. В. Наумовой (Институт ботаники ТаджССР), из Хоперского заповедника Воронежской обл. — М. В. Пахомовой (БИН), из Софии — В. М. Вутовым (Национальный природонаучный музей при Болгарской АН). Место сбора каждого вида приведено в таблице.

Фиксировали фрагменты из средней части зрелого листа. Фиксацию проводили по общепринятой методике 2%-м раствором глутарового альдегида и 2%-м раствором осмиевой кислоты (на фосфатном буфере с pH 7.4). Материал заливали в аралдит. Срезы изготавливали на ультрамикротоме Ultracut. Материал изучали в трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS-500.

Результаты

В отличие от высокоспециализированных структур слизевые клетки у большинства изученных видов с поверхности листа по форме и размерам ничем не отличаются от обычных эпидермальных клеток. Только у *Rosa rugosa* на нижней эпидерме слизевые клетки имеют форму папилл. Такая же их форма известна у представителей сем. *Fabaceae* (Solereder, 1899). Различие между слизевыми и основными эпидермальными клетками можно увидеть лишь на срезах.

Согласно нашим исследованиям, среди слизевых клеток эпидермы листа можно выделить несколько типов. Эти типы различаются между собой по способу локализации слизи относительно клеточной стенки.

Первый тип. Для этих клеток характерно то, что вся секретированная слизь остается в полости клетки. Клетки подобного типа обнаружены нами у 34 видов изученных растений (см. таблицу). На поперечном срезе по форме и размерам они не отличаются от основных клеток эпидермы. Слизь занимает бо́льшую часть объема клетки и сосредоточена, как правило, у внутренней тангенциальной стенки за плазмалеммой (рис. 1; табл. I, *а*). В некоторых случаях (*Morus alba*, *Salix alba*, *S. babilonica*) слизь может находиться не только около внутренней, но и у наружной стенки (табл. I, *б*). У большинства видов слизь отделена от цитоплазмы клеточной стенкой (табл. I, *в*). В местах контакта слизевой клетки с основными эпидермальными и палисадными клетками видна срединная пластинка. У различных видов она выражена по-разному: у одних — широкая (например, *Acer platanoides* (табл. I, *а*), *Antiaris toxicaria* (табл. I, *г*)), у других — узкая (*Salix alba* (табл. I, *б*)) и, наконец, у некоторых видов она выражена нечетко и имеет размытые очертания (*Frangula alnus* (табл. I, *д*), *Tilia cordata* (табл. I, *е*)).

Клетки первого типа имеют очень тонкий пристенный слой цитоплазмы (табл. I, *б*). У некоторых видов тонопласт сильно сближен с плазмалеммой (например, *Theobroma cacao* (табл. II, *а*, *в*), *Salix alba* (табл. II, *б*), *Phellodendron amurense*). В этом отношении разница между *T. cacao* и *S. alba* и *P. amurense* состоит в том, что у первого вида этот контакт находится в базальной части клетки, а у двух других — в апикальной. У *T. cacao* пластиды и митохондрии находятся в одном из углов клетки. Оболочка, отделяющая цитоплазму от слизи, отсутствует (табл. II, *а*, *в*).

Пластиды и митохондрии у слизевых клеток первого типа, как и у типичных основных эпидермальных клеток, немногочисленны. Диктиосомы встречаются крайне редко. В расположении органелл наблюдается полярность. Они сосредоточены со стороны внутренней клеточной стенки, отделяющей цитоплазму от слизи (табл. I, *б*, *в*; II, *в*).

Среди клеток первого типа иногда попадаются клетки с двумя слоями слизи, которые разделены между собой клеточной стенкой. Цитоплазма с вакуолью

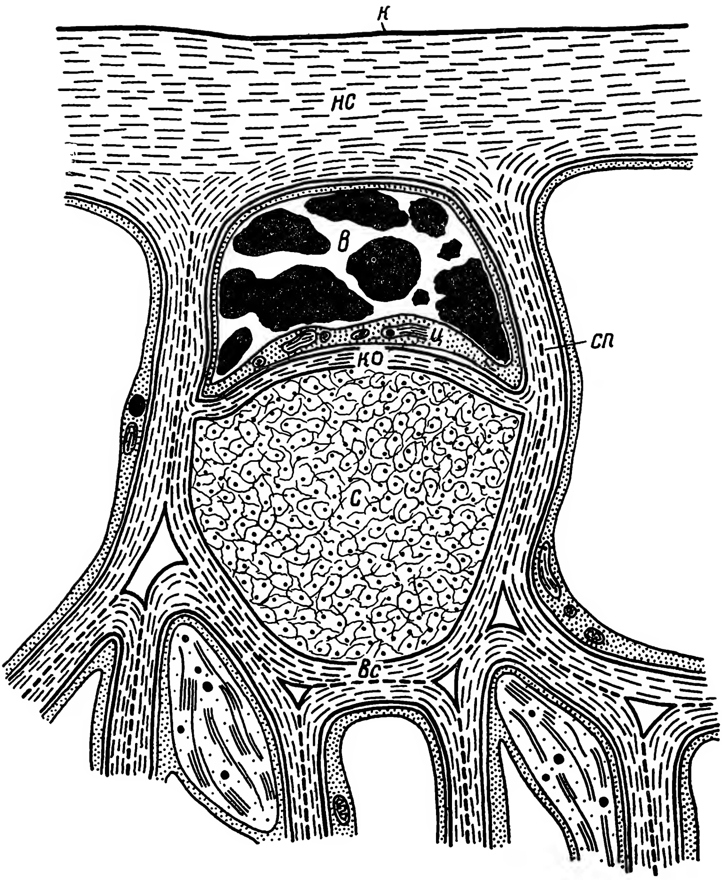


Рис. 1. Слизевая клетка первого типа.

Здесь и на рис. 2—4: *в* — вакуоль; *вс* — внутренняя стенка клетки; *к* — кутикула; *ко* — клеточная оболочка, отделяющая цитоплазму от слизи; *нс* — наружная клеточная стенка; *с* — слизь; *сп* — срединная пластинка; *ц* — цитоплазма.

находится над верхним слоем слизи (*Morus alba*). У некоторых видов протопласт представлен тяжем цитоплазмы, лишенным вакуоли (например, *Ulmus glabra* f. *pendula*, *U. androssowii*, *Phellodendron amurense*).

В первом типе встречается 2 формы слизевых клеток: с крупной центральной вакуолью и без нее.

а. Клетки с вакуолью. Вакуоли имеют довольно крупные размеры (табл. I, *а б*, *г*) и различаются своим содержимым. Плотное осмиофильное вещество встречено в вакуолях у 17 изученных видов (табл. I, *а*, *в*), у остальных 17 видов вакуоли заполнены хлопьевидным содержимым (табл. I, *б*, *г*). Кроме того, у 13 видов одновременно с клетками, имеющими в вакуолях осмиофильное или хлопьевидное содержимое, встречаются слизевые клетки, вакуоли которых заполнены слизью (табл. I, *д*). Иногда (*Quercus robur*, *Tilia cordata*) плотное осмиофильное вещество и слизь находятся одновременно в одной вакуоли. В распределении по видам существует определенная закономерность. У видов, имеющих в вакуолях слизевых клеток плотное осмиофильное вещество, хлопьевидный материал не наблюдается и наоборот (см. таблицу). Слизь же как самостоятельный компонент вакуолей может встречаться у видов как с осмиофильным, так и с хлопьевидным содержимым в вакуолях (см. таблицу).

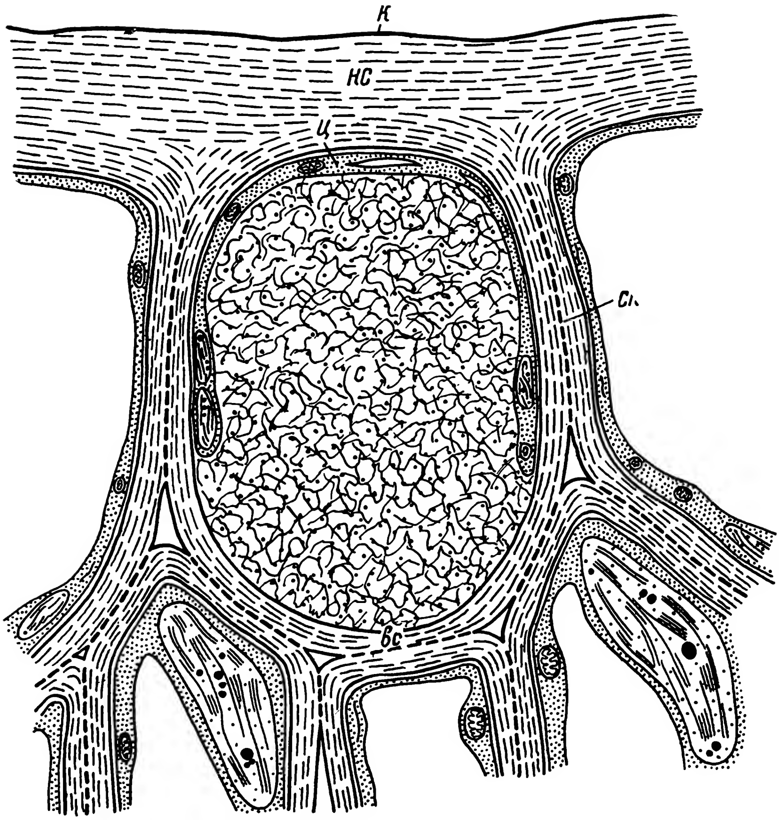


Рис. 2. Слизевая клетка первого типа без вакуоли.

б. Клетки без вакуоли. Такие клетки встречаются довольно часто и найдены нами у 20 видов изученных растений (см. таблицу). Слизь занимает практически весь объем клетки. Цитоплазма прижата к наружной стенке эпидермы (рис. 2).

В клетках *Quercus robur*, *Q. pubescens*, *Tilia cordata*, *Phellodendron amurense*, например, цитоплазма уплотнена и представлена очень тонким слоем, который располагается вдоль наружной и антиклинальных стенок (табл. II, *д*). В этом слое встречаются витки мембран, митохондрии и пластиды, иногда с крахмальными зернами или липидными включениями. В некоторых клетках *Quercus pubescens* и *Tilia begoniifolia* от цитоплазмы остаются лишь отдельные ее островки прижатые к клеточной стенке. В этих клетках цитоплазма не отделяется клеточной стенкой от слизи.

У некоторых видов цитоплазма в слизевых клетках так же сжата, как и у вышеописанных, но в отличие от них в тяже цитоплазмы прослеживаются очень сжатые участки центральной вакуоли. У таких клеток, как правило, цитоплазма отделена от слизи клеточной стенкой.

Распределение слизевых клеток первого типа. Эти клетки чаще всего встречаются в верхней эпидерме. У одних видов практически все клетки верхней эпидермы представлены слизевыми клетками первого типа, у других лишь отдельные клетки или группы клеток (см. таблицу) содержат слизь в полости клетки. В нижней эпидерме, как правило, встречаются отдельные слизевые клетки первого типа (см. таблицу) и лишь у некоторых видов практически все клетки нижней эпидермы, так же как и верхней, являются слизевыми клетками первого типа (*Quercus robur*, *Arbutus unedo*, *Potentilla hyparc-*

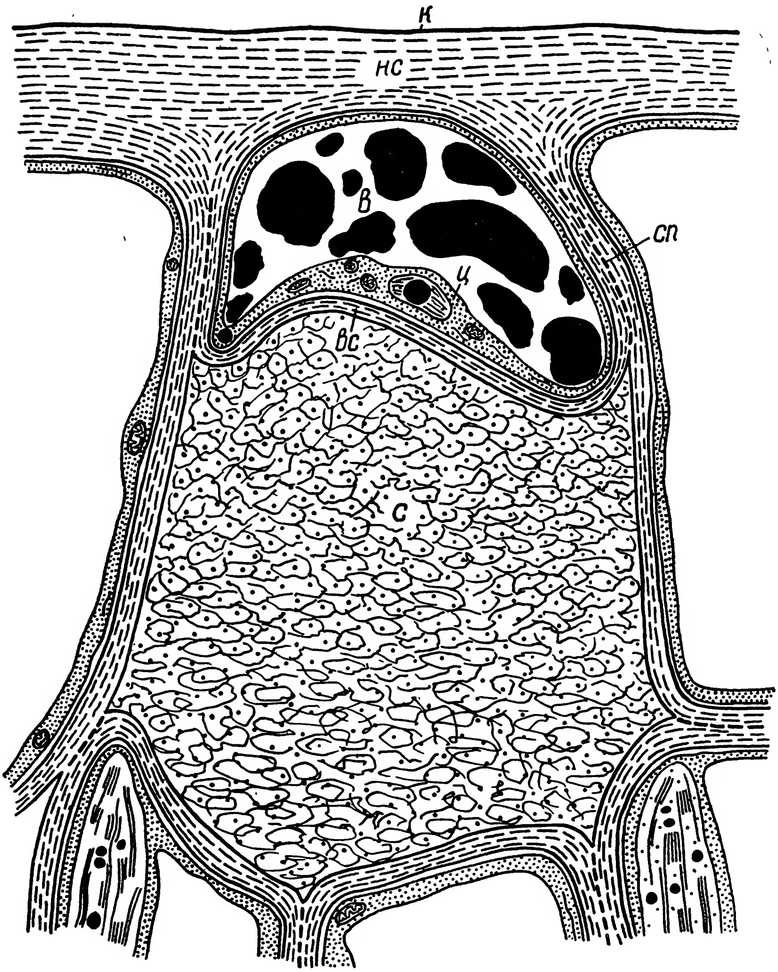


Рис. 3. Слизевая клетка второго типа.

tica). В отдельных случаях (*Phellodendron amurense*) в нижней эпидерме сосредоточено больше слизевых клеток, чем в верхней. У *Acer platanoides* в нижней эпидерме преобладают клетки первого типа, а в верхней — второго. Интересно отметить и своеобразное распределение слизевых клеток относительно проводящих пучков. У большинства видов над проводящими пучками слизевых клеток нет. Слизевые клетки имеются над пучками только у некоторых видов (*Quercus robur*, *Potentilla hyparctica*, *Arbutus unedo*, *Tilia cordata*). У *Tilia cordata* слизевые клетки наблюдаются не над всеми пучками, у остальных трех видов пучки, над которыми имеются слизевые клетки, состоят только из ксилемных элементов.

Второй тип. Для слизевых клеток второго типа характерна локализация слизи за клеточной оболочкой. Слизь скапливается в межклетнике, образовавшемся между эпидермальной и палисадными клетками. Слизевые клетки второго типа у изученных видов встречаются реже (11 видов, см. таблицу). Зачастую они располагаются в эпидерме рядом со слизевыми клетками первого типа (см. таблицу). Сама слизевая клетка второго типа имеет значительно меньшую высоту (расстояние от наружной до внутренней тангенциальной стенки),

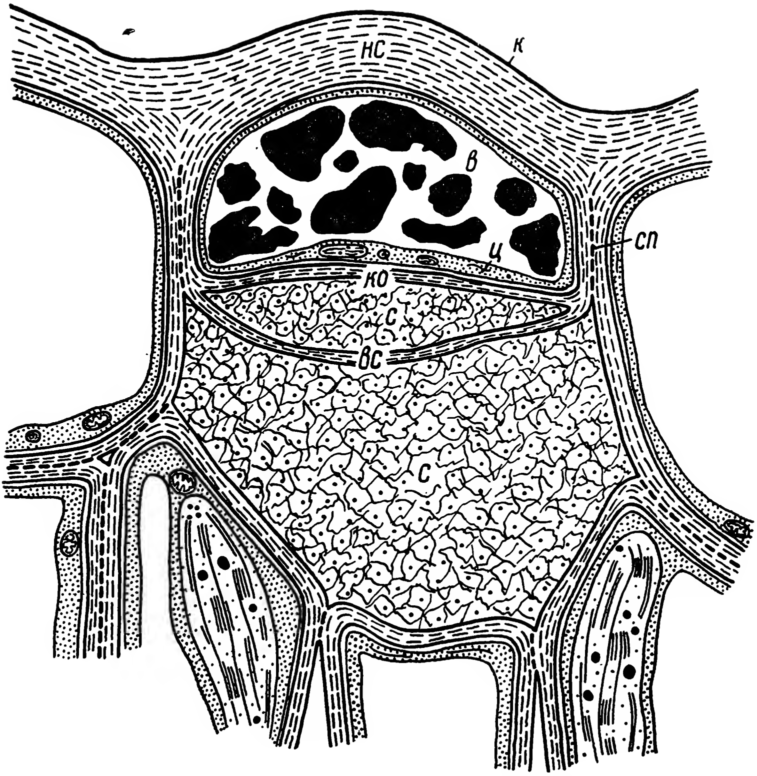


Рис. 4. Слизевая клетка третьего типа.

чем рядом расположенные основные эпидермальные или слизевые клетки первого типа (рис. 3; табл. II, *е*).

У одних видов палисадные клетки на границе с эпидермой соединены между собой срединной пластинкой и образуют чехол, ограничивающий слизь снизу. У других происходит разрыв соединений между палисадными клетками и слизь в этих случаях по межклетникам проникает в мезофилл. Таким образом, в этом отношении можно выделить 2 разновидности слизевых клеток второго типа.

Иногда (*Ulmus carpinifolia*, *Viola tricolor*) трудно установить четкую границу между оболочкой и слизью. Клеточные стенки у этих клеток по ультраструктуре отличаются от рядом лежащих клеток без слизи. У клеток без слизи клеточные оболочки имеют плотное гомогенное строение, у слизевых же клеток они рыхлые и состоят из фибриллярного вещества.

Распределение слизевых клеток второго типа. Эти клетки (так же как и слизевые клетки первого типа) у одних видов встречаются только в верхней эпидерме (*Betula nigra*, *Viola tricolor*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *T. begoniifolia*, *Theobroma cacao*, *Acer platanoides*), у других видов — как в верхней, так и в нижней (*Ulmus carpinifolia*, *U. androssowii*, *Salix babilonica*, *Mimosa pudica*, *Lonicera xylosteum*). В первом случае слизь сосредоточивается только в пределах эпидермальной ткани. У видов второй группы слизевые клетки второго типа концентрируются около проводящего пучка и слизь по межклетникам как со стороны верхней эпидермы, так и со стороны нижней доходит до пучка и окружает его. У *Lonicera xylosteum* слизевые клетки второго типа встречаются только в районе проводящего пучка в нижней эпидерме.

Третий тип. В эпидерме листа двудольных растений наряду с выделенными нами двумя типами слизевых клеток встречаются клетки, сочетающие в себе признаки обоих типов. Эти клетки имеют 2 слоя слизи. Первый слой, считая от палисадной ткани, локализован в межклетнике между эпидермальной и палисадной клетками, а второй сосредоточен в полости клетки (рис. 4). Среди клеток этой группы можно выделить 2 разновидности, соответствующие разновидностям слизевых клеток второго типа. У первой разновидности наружный слой слизи накапливается в межклетниках в пределах эпидермальной ткани (*Ulmus androssowii*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*), у второй (*Ulmus carpinifolia*, *Betula pendula*) этот же слой слизи распространяется по межклетникам мезофилла и отделяет последний от эпидермы. Второй слой слизи, так же как и у клеток первого типа, находится в полости клетки и отделен от цитоплазмы клеточной стенкой.

У *Betula pendula* такие клетки встречаются в нижней эпидерме и в этих местах на нижней стороне листа образуются вздутия, которые заполнены слизистым веществом очень рыхлой консистенции.

В эпидермах изученных видов одновременно могут встречаться разные типы и формы слизевых клеток (см. таблицу). У некоторых видов разные формы слизевых клеток первого типа сосредоточиваются в разных эпидермах. Так, у *Ulmus laevis*, *Viola tricolor* и *Tilia platyphyllos*, например, слизевые клетки без вакуоли встречаются только в нижней эпидерме, а в верхней эпидерме — слизевые клетки с вакуолями, имеющими разное содержимое.

Мы фиксировали листья некоторых видов не только летом, но и осенью, перед самым листопадом (*Morus alba*, *Quercus robur*, *Betula nigra*, *Corylus avellana*, *Tilia cordata*, *Phellodendron amurense*, *Acer platanoides*, *Frangula alnus*). В листьях этих видов строение слизевых клеток описываемых типов было осенью таким же, как и летом. У *Phellodendron amurense* добавились лишь клетки первого типа с двумя слоями слизи.

Обсуждение

В результате изучения 35 видов с применением метода электронной микроскопии нам удалось выявить 3 типа и несколько разновидностей слизевых клеток: первого типа — с локализацией слизи в полости клетки (с вакуолью и без вакуоли), второго — со слизью, сосредоточенной в межклетниках (2 разновидности), и третьего — те, которые сочетают в себе признаки первого и второго типов (эти клетки мы считаем переходными).

По своему строению слизевые клетки, с одной стороны, сходны с основными эпидермальными клетками. Так, например, слизевые клетки первого типа бывают таких же размеров, как и основные клетки эпидермы этих же видов. По структуре цитоплазмы, расположению органелл в ней, наличию крупной вакуоли и разному ее содержимому слизевые клетки не отличаются от основных клеток эпидермы тех же видов. Главным отличием слизевых клеток от основных эпидермальных является наличие слизи. В этом отношении их можно сравнить с высокоспециализированными структурами, осуществляющими биосинтез и секрецию слизи. Например, секреция слизи у слизевых клеток эпидермы может происходить не один, а несколько раз за вегетационный период. В литературе у некоторых видов сем. *Thymelaeaceae* отмечается несколько слоев слизи (Solereder, 1899). H. Walliczek (1893) также пишет, что отложение слизи может происходить несколько раз. В световом микроскопе он наблюдал, что эти слои разделены клеточной стенкой.

На некоторое сходство слизевых клеток эпидермы листа и слизеобразующих клеток семян *Plantago ovata* (Hyde, 1970) указывает наличие контакта тонопласта и плазмалеммы. Контакт тонопласта и плазмалеммы характерен и для секреторных клеток солевых железок (Степанова, 1983). В этих клетках, по предположению автора, осуществляется выделение секрета за пределы клетки в процессе соприкосновения тонопласта и плазмалеммы. Вполне вероятно, что секреторные функции слизевых клеток эпидермы связаны с наличием контакта тонопласта и плазмалеммы.

У изученных нами 35 видов двудольных растений встречается 2 основных типа слизевых клеток. Разница между этими клетками заключается в том, что у клеток первого типа слизь сохраняется в полости клетки, а у клеток второго типа она выделяется за пределы клеточной оболочки. В. Г. Александров и М. И. Савченко (1949) изучали распределение ослизняющихся клеток в семянках сложноцветных. Они указывают, что у одних видов имеются ослизняющиеся клетки в эпидерме семянок, а у других встречаются клетки, слизь которых сохраняется в пределах клеточной оболочки. А. Е. Васильев (1977), обобщая данные относительно слизепроизводящих клеток секреторных тканей, отмечает, что в одних случаях (слизевые идиобласты и т. д.) секретированная слизь откладывается между плазмалеммой и оболочкой, а в других (слизевые железки) она проходит через клеточную оболочку и попадает наружу.

Некоторым образом к секреторным клеткам приближаются слизевые клетки первого типа *Salix alba*, *S. babilonica* и *Morus alba*. В эпидермальных клетках этих видов цитоплазма смещается к центру, однако не исчезает, а окружается с двух сторон клеточной стенкой. У многих видов мы встретили слизевые клетки без вакуоли. Ни в одной клетке мы не наблюдали полного исчезновения цитоплазмы. У *Ulmus carpinifolia*, *U. androssowii*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Viola tricolor*, *Tilia cordata*, *Phellodendron amurense* имеется более или менее сжатый слой цитоплазмы у наружной клеточной стенки. Только у нескольких видов (*Quercus pubescens*, *Tilia begoniifolia*) сохраняются отдельные фрагменты протопласта у антиклинальных стенок. Для секреторных клеток интегументальной паренхимы характерно смещение цитоплазмы к центру клетки и полное ее исчезновение в конце секреции слизи (Васильев, 1977). Наибольшее сходство наблюдается со слизевыми клетками корневого чехлика (Данилова, Бармичева, 1980). У этих клеток в процессе слизевыделения сжавшийся протопласт смещается к наружной клеточной стенке. В дальнейшем происходит слущивание этих клеток, но слизевыделение может продолжаться и после этого, до полного исчезновения протопласта. Локализация остатков протопласта или всей цитоплазмы у наружной клеточной стенки в слизевых клетках эпидермы, скорее всего, связана с поверхностным расположением эпидермальных клеток и с влиянием на них клеток палисадной паренхимы.

Кроме слизистого вместилища, слизь имеется у слизевых клеток эпидермы и в вакуолях. Слизь в вакуолях — довольно частое явление и встречена у 14 из 35 изученных видов. Считается (Васильев, 1977), что слизь в специализированных клетках в основном выносится за пределы цитоплазмы, реже — в вакуоли. В некоторых случаях она обнаруживается в вакуолях только гистохимически (Васильев, 1977; Бармичева, 1982). В слизевых клетках эпидермы листа слизь видна в вакуолях при стандартной глутаросмиевой фиксации.

У клеток первого типа довольно часто мы наблюдали клеточную стенку, которая отделяла цитоплазму от слизи. Только у некоторых видов протопласт непосредственно граничит со слизью. В литературных источниках почти столетней давности (Walliczek, 1893) указывается, что клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи, достраивается в процессе формирования слизевой клетки. Эта клеточная стенка при окрашивании ее давала реакцию на целлюлозу, в то время как сама слизь такой реакции не обнаруживала. То же самое отмечает и O. Lyshede (1977), изучавший слизевые клетки у эндемика Канарских островов *Spartocytisus filipes*. Для того чтобы решить вопрос о происхождении этой клеточной стенки, требуются дополнительные исследования по формированию слизевых клеток.

Практически у всех изученных нами видов в эпидерме листа имеются слизевые клетки первого типа (исключение составляет *Lonicera xylosteum*). Слизевые клетки второго типа встречаются реже — у видов, относящихся к семействам *Ulmaceae*, *Violaceae*, *Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Fabaceae*, *Aceraceae*. В литературе есть данные о том, что в мезофилле у некоторых видов из этих же семейств, как и у многих других видов, относящихся к другим семействам, имеются слизевые ходы (Solereder, 1899; Linsbauer, 1930). Вероятно, это указывает на свойство клеток у представителей указанных семейств секретировать слизь за пределы клеточной оболочки.

Одни и те же типы слизевых клеток могут встречаться у представителей разных семейств, у видов одного рода. Эпидерма листа одного вида может одновременно состоять из обычных эпидермальных клеток и слизевых; рядом могут находиться слизевые клетки первого и второго типов, а также слизевые клетки с разным содержимым вакуолей.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Савченко М. И. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания. — Бот. журн., 1949, т. 34, № 2, с. 129—147. — *Бармичева Е. М.* Цитохимическое изучение секреции слизи клетками корневого чехлика *Raphanus sativus* (*Cruciferae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1627—1635. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Данилова М. Ф., Бармичева Е. М.* Корневой чехлик. — В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980, с. 331—346. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Пясяцкене А. А.* Локализация слизистых клеток в интродуцируемых в Литовской ССР и местных видах растений. (1. Семейство мальвовых). — Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1985, т. 2 (90), с. 20—36. — *Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с. — *Степанова А. А.* Изменение ультраструктуры солевых железок листа *Limonium platyphyllum* (*Plumbaginaceae*) при индукции секреции хлористого натрия. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1003—1012. — *Штейн-Марголина В. А.* Некоторые особенности ультраструктуры клеток эпидермиса мимозы. — В кн.: Тез. докл. X Всесоюз. конф. по электрон. микроск. Ташкент, 1976, т. 2, с. 372—374. — *Штейн-Марголина В. А.* Применение некоторых методов электронно-микроскопической цитохимии для исследования тканей растений. — В кн.: Тез. докл. XII Всесоюз. конф. по электрон. микроск. М.: Наука, 1982, с. 228. — *Fahn A.* Secretory tissues in plants. London. etc.: Acad. Press, 1979. 302 p. — *Hyde B. B.* Mucilage-producing cells in the seed coat of *Plantago ovata*: developmental fine structure. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 10, p. 1197—1206. — *Linsbauer K.* Die Epidermis. Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 1, T. 2. Histologie, Bd IV. Berlin, 1930. 284 S. — *Lyshede O. B.* Studies on the mucilaginous cells in the leaf of *Spartocytisus filipes* W. B. — Planta, 1977, vol. 133, p. 255—260. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1979. 276 p. — *Radlkofer L.* von. Monographie der Sapindaceen — Gattung *Serjania*. München, 1875. 392 S. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S. — *Solereder H.* Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1908. 1189 p. — *Thorpe N. O.* Cell biology. New York, 1984. 720 p. — *Tschirch A.* Angewandte Pflanzenanatomie. Wien; Leipzig, 1889. 548 S. — *Walliczek H.* Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. — Jahrb. Wis. Bot., Berlin, 1893, Bd 25, S. 209—277. — *Wigand A.* Desorganisation der Pflanzenzelle. — Jahrb. Wis. Bot., Berlin, 1863, Bd 3, S. 169.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 II 1987.

SUMMARY

Ultrastructure of slime cells of the leaf epidermis in 35 species of the dicotyledonous plants has been investigated. Three types of slime cells have been distinguished which differ in slime location in relation to the cell wall. In the first type slime remains within the cell lumen, often being separated from the cytoplasm by the cell wall. Characteristic of the second type is the release of slime outside of the cell wall. The cells of the third type are characterized by the presence of two layers of slime, the first one (when counting from paliside tissue) is located outside the epidermal cell, while the second fills the cell lumen. Different types of slime cells can be encountered in the members of different families, in the species of the same genus and also within the leaf epidermis of the same species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.26

Т. Ю. Орлова

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ АПЕРТУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*)

T. Yu. ORLOVA. ON THE APERTURE FORMATION IN MEMBERS OF THE GENUS *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Применение сканирующего электронного микроскопа при исследовании представителей рода *Chaetoceros* позволило впервые проследить процесс формирования апертур у 3 массовых видов Японского моря — *Chaetoceros affinis*, *C. atlanticus* и *C. decipiens*. Сделано предположение о видовой специфичности данного процесса.

Род *Chaetoceros* Ehr. — один из наиболее представительных среди морских планктонных диатомовых водорослей, он широко распространен в Мировом океане, это свидетельствует о его процветании в настоящее время. Род представлен главным образом колониальными формами, которые в отдельные сезоны достигают массового развития и являются доминирующими видами планктонных фитоценозов прибрежных вод (Saifullah, Steven, 1974; Estrada, 1982; Marshall, Cohn, 1983; Hallegraeff, Jeffrey, 1984; Коновалова, 1984; Hargraves, Viquez, 1985).

Для идентификации колониальных видов рода *Chaetoceros* в качестве одного из таксономических признаков используются форма и размер апертуры, представляющей собой пространство между створками смежных клеток в колониях (Ross et al., 1979).

Апертура формируется в результате митотического деления материнской клетки и последующего расхождения дочерних створок. Существенной особенностью этого процесса является то, что некоторое время после деления створки материнского панциря остаются соединенными краями своих поясковых ободков, и, следовательно, заключенные в материнский панцирь створки не имеют контакта с внешней средой. До настоящего времени оставалось неизвестным, на какой стадии морфогенеза дочерних клеток и каким способом происходит раскрытие апертур. Наблюдение этого процесса по ряду причин представляет определенную сложность. Так, при изучении видов рода *Chaetoceros* под световым микроскопом контуры апертур хорошо различимы в проходящем свете, а закрывающий их материнский панцирь на этих участках не просматривается. При электронно-микроскопических исследованиях в процессе подготовки препаратов по общепринятым методикам (Диатомовые водоросли СССР, 1974) утонченные и хрупкие участки материнских поясков, прикрывающих апертуры, легко разрушаются и, следовательно, их строение и естественную деструкцию наблюдать также не удается. Кроме того, наблюдение этого процесса затрудняется его скоротечностью.

Применение сканирующего электронного микроскопа и щадящей методики подготовки образцов при исследовании представителей рода *Chaetoceros* из Японского моря позволили впервые проследить процесс открытия апертуры у 3 массовых видов и на основании этого сделать предположение о его видовой специфичности.

Материал и методика

Изучали виды *Chaetoceros affinis* Laud., *C. atlanticus* Cl. и *C. decipiens* Cl. из сетных и батометрических сборов фитопланктона, проведенных в 1978—1980 гг. у северо-западного побережья Японского моря в районе зал. Посьета и бух. Мелководной. Собранный материал фиксировали раствором Утермеля с последующей дофиксацией 4 %-м формалином и хранили в холодильнике. При подготовке препаратов для электронной микроскопии традиционные методики очистки панцирей, предусматривающие центрифугирование и воздействие концентрированных кислот, оказались неэффективными.

Для удаления солей и взвесей пробы заливали дистиллированной водой и слегка перемешивали. С целью предохранения клеток от деструкции отстой проб проводили в холодильнике. Через 10—12 ч, после полного оседания клеток, воду заменяли. Процесс повторяли 3—5 раз. Далее, каплю отмытой пробы наносили непосредственно на латунный столик и высушивали на воздухе. Напыление препаратов проводили в 2 этапа — углем, затем золотом. Образцы просматривали под сканирующим электронным микроскопом JEOL марки JSM-U3.

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты показали, что морфогенез дочерних створок до полного его завершения, т. е. до появления щетинок и выростов, происходит внутри материнского панциря. Следовательно, дочерние створки не имеют непосредственного контакта с внешней средой до полной зрелости, так как на протяжении всего периода формирования остаются заключенными в материнский панцирь. Кроме того, оказалось, что раскрытие апертуры у различных видов рода протекает по-разному.

Апертура у *Chaetoceros atlanticus* раскрывается в результате разрыва материнского панциря. Первоначально в центре материнского панциря возникает продольная щель, от которой в первальварном направлении расходятся трещины (см. таблицу на вклейке, *2*). Часть материнского панциря, прикрывающего апертуру, дробится и отпадает отдельными фрагментами. В процессе раскрытия апертуры основания щетинок и частично загиб створки постепенно освобождаются от материнского панциря. Апертура имеет шестиугольно-эллиптическую форму (таблица, *1*). Вальвокопула дочерней створки представляет собой часть редуцированного поякового ободка материнского панциря.

Раскрытие апертуры у *Chaetoceros decipiens* происходит сходным образом, однако этому процессу предшествует образование на поверхности материнского панциря гиалинового кольца, имеющего контуры будущего отверстия апертуры. Панцирь в пределах гиалинового кольца постепенно утончается и отпадает отдельными фрагментами (таблица, *3*). Образовавшееся эллиптическое отверстие имеет четко обозначенный контур. Тонкая гиалиновая стенка, частично прикрывающая апертуру и основания щетинок, о которой впервые упоминают D. Evensen и G. Hasle (1975), по-видимому, является остатком редуцированного материнского пояска (таблица, *4*).

Наиболее оригинальный способ раскрытия апертур наблюдается у *Chaetoceros affinis*. После деления материнской клетки и расхождения дочерних створок в пределах будущей апертуры образуется гиалиновое кольцо, намечающее ее контур (таблица, *5*). Параллельно с формированием будущего отверстия по всей внутренней окружности гиалинового кольца возникают точечные перфорации, а остатки материнского панциря внутри этого кольца постепенно утончаются и покрываются многочисленными мелкими трещинами (таблица, *6*).

Отдельные перфорации сливаются, увеличивая в 2—3 раза размеры пор. Возможно, что этот процесс идет до полного слияния перфораций между собой. В этом случае участок материнского панциря, прикрывающий апертуру, выпадает единым блоком, а не отдельными фрагментами, как у *Chaetoceros atlanticus* и *C. decipiens*. Образовавшееся отверстие имеет округлую форму и окаймлено гиалиновым валиком (таблица, *7*).

Результаты исследования показывают, что виды рода *Chaetoceros* демонстрируют различные способы открытия апертур, это позволяет говорить о видовой специфичности этого процесса.

Микрофотографии получены при участии инженеров Б. В. Дакуса и А. А. Омельяненко, которым выражаю свою признательность.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовые водоросли СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 400 с. — *Коновалова Г. В.* Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря. — Биол. моря, 1984, № 1, с. 13—23. — *Estrada M.* Phytoplankton of the Western Mediterranean at the beginning of autumn. — Int. Revue Ges. Hydrobiol., 1982, vol. 67, N 4, p. 517—532. — *Evensen D. L., Hasle G. R.* The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes. — Beih. Nova Hedw., 1975, Hf 53, S. 153—174. — *Hallegraeff G. M., Jeffrey S. W.* Tropical phytoplankton species and pigments of continental shelf waters of North and North-West Australia. — Mar. Ecol. Prog. Ser., 1984, vol. 20, p. 59—74. — *Hargraves P. E., Viquez R.* Spatial and temporal distribution of phytoplankton in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. — Bul. Mar. Sci., 1985, vol. 37, N 2, p. 577—585. — *Marshall H. G., Cohn M. S.* Distribution and composition of phytoplankton in Northeastern Coastal Waters of the United States. — Est., Coast. and Shelf Sci., 1983, vol. 17, p. 119—131. — *Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I.* et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. — Bein. Nova Hedw., 1979, Hf 64, S. 513—533. — *Saifullah S. M., Steven D. M.* The phytoplankton of St. Margaret's bay. — Bot. Mar., 1974, vol. 17, fasc. 2, p. 107—112.

Институт биологии моря ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 V 1986.

УДК 582.29 (571.53/54)

Бот. журн., т. 73, № 7

Т. В. Макрый

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ЛИХЕНОФЛОРЫ БАЙКАЛЬСКОГО ХРЕБТА

T. V. MAKRYI. TAXONOMIC COMPOSITION AND STRUCTURE OF LICHEN FLORA OF THE BAIKALSKY MOUNTAIN RANGE

Приводится список лишайников Байкальского хребта, включающий 452 вида, относящихся к 110 родам и 38 семействам. На основании семейственных спектров обсуждается систематическая структура лихенофлоры в целом, а также лихенофлоры степей, лесов и высокогорий в отдельности.

Лихенофлора Прибайкалья — одного из уникальных природных уголков Сибири — до сих пор изучена очень слабо. Из всех опубликованных по Прибайкалью работ (Окснер, 1926, 1939, 1940; Рассадина, 1936, 1950; Будаева, Глуздаков, 1975; Будаева, 1976а, б, 1981, и др.) известно немногим более 200 видов лишайников, что составляет примерно около 30 % лихенофлоры этого региона. Актуальность изучения флоры лишайников Прибайкалья очевидна, поэтому в 1978—1979 гг. мы провели лихенофлористические исследования на северозападном побережье Байкала и простирающемся вдоль него Байкальском хребте.

Природные условия района очень неоднородны. Рельеф, резко расчлененный, с альпийскими высокогорьями в северной части и холмистым водораздельным плато в южной. Климат на восточном склоне вдоль побережья Байкала более мягкий из-за сглаживающего влияния акватории озера, на западном — суровый, континентальный. При этом осадков на западном склоне выпадает в полтора-два раза больше, чем на восточном, находящемся в дождевой тени.

Растительность хребта довольно разнообразна. Преобладают лиственничные, в меньшей степени — сосновые и кедрово-пихтовые леса. Для восточного склона характерны участки каменистых степей. В высокогорьях широко распространены заросли кедрового стланика и горные тундры, менее типичны субальпийские и альпийские луга. Все это обусловливает богатство лихенофлоры исследуемого района.

В результате обработки собранной нами коллекции лишайников составлен список, включающий 452 вида, относящихся к 110 родам и 38 семействам. Три вида (*Dactylina madreporiformis*, *Alectoria nigricans* и *Thyrea pulvinata*) приводятся по работе К. А. Рассадиной (1950), которая указывает их для южной оконечности Байкальского хребта (голец Анай). В нашей коллекции эти виды отсутствуют.

Список лишайников достаточно полно отражает особенности систематической структуры лихенофлоры Байкальского хребта. Он включает примерно 85 % всего многообразия лишайников этого района.

Ведущими во флоре являются семейства: 1 — *Lecideaceae* (60 видов); 2 — *Parmeliaceae* (50); 3 — *Cladoniaceae* (48); 4 — *Physciaceae* (29); 5 — *Lecanoraceae* (24); 6, 7 — *Verrucariaceae*, *Usneaceae* (по 22); 8, 9 — *Teloschistaceae*, *Peltigeraceae* (по 19); 10 — *Pertusariaceae* (18); 11, 12 — *Stereocaulaceae*, *Collemataceae* (по 16); 13 — *Aspiciliaceae* (14); 14 — *Umbilicariaceae* (12); 15 — *Acarosporaceae* (11). Остальные семейства содержат менее 10 видов; 13 семейств представлены одним родом, из них 6 — одним видом. На первые 10 семейств приходится 311 видов или 69.1 % всей флоры; первые 5 семейств включают 211 видов или 46.9 % флоры.

Спектр ведущих семейств типичен для лихенофлор умеренно бореальной зоны. Это подтверждают исследования Н. С. Голубковой (1983), которая показала своеобразие, сходство и различие семейственных спектров во флорах различных районов и областей голарктического флористического царства, расширив тем самым возможности сравнительной лихенофлористики. Однако лихенофлора Байкальского хребта горная, и это накладывает свой отпечаток на особенности родового и семейственного спектров.

Спектр ведущих семейств лишайников Байкальского хребта (см. таблицу) наиболее близок к спектру семейств лихенофлоры Горной Шории, по данным Н. В. Седельниковой (1977), и занимает промежуточное положение в ряду между более южной флорой бореальной части Монголии, по данным Голубковой (1983), с одной стороны, и северными лихенофлорами Чукотского полуострова, по данным И. И. Макаровой (1979) и М. П. Андреева (1980), — с другой.

Для первых трех районов характерно главенствующее положение 5 семейств: *Lecideaceae*, *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae* и *Lecanoraceae*. Эти же семейства являются ведущими во флорах бореальных районов европейской части СССР (Голубкова, 1983), которые отличаются от рассматриваемых сибирских и монгольской высоким положением в спектре сем. *Caliciaceae*. В указанных флорах значительно богаче представлены семейства эпилитных лишайников *Umbilicariaceae*, *Aspiciliaceae*, характерные для горных, и *Acarosporaceae* — для горно-аридных лихенофлор.

Сравнение ведущих семейств лихенофлор некоторых горных районов Северной Азии

Семейство	Подзона южной тайги				Подзона южной тайги и зона лесостепи		Подзона северной тайги		Подзона северных гипоарктических тундр	
	Байкальский хребет		Горная Шория		бореальная часть Монголии		Анюйское нагорье		запад Чукотского п-ва	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Lecideaceae	1	60	1	40	1	68	3	40	1	47
Parmeliaceae	2	50	2	30	2	58	2	44	2	33
Cladoniaceae	3	48	3	29	5	41	1	47	3	25
Physciaceae	4	29	4	22	3	56	5—6	17	6	16
Lecanoraceae	5	24	5	20	4	42	5—6	17	4—5	18
Verrucariaceae	6—7	22	8	15	6	36		—	9—10	8
Usneaceae	6—7	22	7	17	7	34	9—10	12	11	7
Teloschistaceae	8—9	19	6	19	10	30	11	11	9—10	8
Peltigeraceae	8—9	19	10—11	10	11	26	7	15	8	13
Pertusariaceae	10	18	10—11	10	?	10	4	20	4—5	18

Примечание. А — место, занимаемое семейством в лихенофлоре района; Б — число видов.

Видовой состав семейств *Aspiciliaceae* и *Acarosporaceae*, занимающих 8-е и 9-е места в лихенофлоре бореальной части Монголии, установлен для этого района достаточно полно. Того же нельзя сказать о лихенофлорах других районов, где названные семейства из-за трудности их определения обычно остаются не выявленными и наполовину.

Исходя из этого спектр семейств лихенофлоры бореальной части Монголии, по-видимому, следует считать наиболее близким к эталонному как для северной Монголии, так и для горных районов Южной Сибири — регионов, представляющих единое целое и в физико-географическом, и во флористическом отношениях. Безусловно, семейства *Aspiciliaceae* и *Acarosporaceae* занимают в семейственном спектре лихенофлоры Байкальского хребта при настоящей изученности положение более низкое, чем должны занимать.

Семейства *Teloschistaceae* и *Verrucariaceae* входят в число 10 ведущих во флорах различных районов Голарктики (Голубкова, 1983), причем в аридных районах удельный вес сем. *Teloschistaceae* значительно выше, чем в бореальных. Сем. *Verrucariaceae* наиболее характерно для арктовысокогорных и горно-аридных лихенофлор. В бореальных районах оно не является показателем своеобразия лесной флоры, но указывает на богатство экотопов, а именно на распространение в районе каменистых субстратов (большинство широко распространенных представителей этого семейства — узкоспециализированные эпилиты: кальцефилы и гигрофилы). В лихенофлоре Байкальского хребта высокое положение сем. *Verrucariaceae* определяется главным образом горными условиями района (большинство видов собрано в высокогорьях). Сем. *Teloschistaceae* представлено здесь менее богато.

Большой удельный вес сем. *Pertusariaceae* характерен для арктических, а также умеренных неморальных и лесных субтропических флор. В первом случае это семейство представлено в основном тундровыми эпибриофильными формами, во втором — исключительно эпифитами. В бореальных лихенофлорах пертузариевые занимают более низкое положение. Во флоре лишайников исследуемого района сем. *Pertusariaceae* представлено наполовину бореальными и неморальными эпифитами, наполовину тундровыми арктовысокогорными видами. Из-за этого оно занимает достаточно высокое место в семейственном спектре.

Показателями бореальности флоры являются семейства *Usneaceae* и *Peltigeraceae*. Первое в большей степени типично для бореальных лихенофлор, характеризуя их богатство. Это семейство занимает высокое положение (6—7-е место) в семейственном спектре. Второе не всегда входит в число 10 ведущих. Как правило, наибольший удельный вес оно имеет в наименее богатых или слабо изученных бореальных лихенофлорах.

Достаточно нагляден и интересен родовой спектр лихенофлоры исследуемого района. Наибольшее число видов содержат роды: 1 — *Cladonia* (42); 2 — *Parmelia* (28); 3 — *Lecanora* (19); 4, 5 — *Lecidea*, *Peltigera* (по 16); 6 — *Stereocaulon* (15); 7 — *Cetraria* (14); 8 — *Aspicilia* (13); 9 — *Rhizocarpon* (12); 10, 11 — *Caloplaca*, *Pertusaria* (по 11); 12 — *Collema* (10); 13 — *Umbilicaria* (9). Первые 10 родов включают 185 видов или 41.1 % всего видового разнообразия.

На уровне родовых спектров различия в систематической структуре арктических, бореальных и аридных, а также горных и равнинных лихенофлор проявляются значительно сильнее, чем на уровне семейственных спектров. Несмотря на то что 5 родов — *Cladonia*, *Parmelia*, *Lecanora*, *Lecidea* и *Peltigera* — входят в число ведущих как в бореальных, так и в арктических флорах и не являются без учета таксономического состава их показателями, родовые спектры этих лихенофлор достаточно своеобразны. В бореальных лихенофлорах большой процент видов падает на роды *Biatora*, *Bacidia*, *Usnea*, *Calicium*, а в арктических — на роды *Cetraria* и *Pertusaria*. Род *Caloplaca* наиболее характерен для горно-аридных, а род *Stereocaulon* — для горно-бореальных лихенофлор. Роды *Aspicilia*, *Rhizocarpon* и *Umbilicaria* также типичны для горных лихенофлор, в плакорных районах умеренной зоны и Арктики они характерны лишь для территорий с широким распространением каменистых субстратов.

Байкальский хребет расположен на границе алтае-саянской и забайкальской флористических провинций (Тахтаджян, 1978) и входит в последнюю, которая в наибольшей степени испытывает связь с флорой Северо-Восточной Азии. Лихенофлора района сочетает в себе признаки как южносибирской, так и северо-восточноазиатской. Сходство родовых спектров, высокое положение рода *Stereocaulon* сближают лихенофлору Байкальского хребта с лихенофлорой Чукотки.

Таким образом, по своей структуре лихенофлора Байкальского хребта горно-бореальная; причем семейственный спектр в большей степени характеризует флору как умеренно бореальную (т. е. принадлежность ее к климатической зоне), а родовой — как горную, горно-таежную, стоящую ближе к лихенофлорам арктических районов Азии (Чукотки), чем бореальных районов европейской части СССР.

Поскольку лихенофлора района очень неоднородна, мы провели дробный анализ флоры лишайников степей, лесов и высокогорий. В результате выявились особенности систематической структуры каждой флоры в отдельности. Так, лихенофлора степей включает 117 видов, относящихся к 55 родам и 25 семействам. Лишь в степях отмечены представители семейств *Asterothyriaceae* и *Heppiaceae*, родов *Psorotichia*, *Lecidella*, *Psorula*, *Squamarina*, *Phaeorrhiza*, *Fulgensia*. В сложении степной флоры, при том что она формируется на Байкальском хребте в весьма нетипичных условиях (в окружении тайги, под воздействием охлаждающего и увлажняющего влияния акватории Байкала), ведущее место принадлежит семействам *Parmeliaceae* (21 вид), *Physciaceae* (12), *Lecanoraceae* (10), *Lecideaceae*, *Teloschistaceae* (по 9), *Acarosporaceae*, *Usneaceae* (по 7), *Cladoniaceae*, *Peltigeraceae* (по 5). Резко возрастает роль сем. *Acarosporaceae* (6—7-е место по сравнению с 15-м в общем спектре). Именно это семейство, как подчеркивает Голубкова (1983), в наибольшей степени характеризует аридные лихенофлоры.

В лихенофлоре лесов выявлено 310 видов, относящихся к 71 роду и 35 семействам. Представители 5 семейств — *Opegraphaceae*, *Pleosporaceae*, *Calicia-*

ceae, *Graphidaceae* и *Lobariaceae* — зарегистрированы только в лесах. Ведущая роль в лесной лихенофлоре принадлежит также сем. *Parmeliaceae*, которое представлено в ней 46 видами из 50 известных для района. Следующими по величине являются семейства *Cladoniaceae* (42 вида), *Lecideaceae* (32), *Physciaceae* (22), *Lecanoraceae* (18), *Peltigeraceae* (17), *Usneaceae* (16), *Collemataceae* (12), *Teloschistaceae*, *Stereocaulaceae*, *Umbilicariaceae* (по 9). Характерно, что в числе ведущих появляется сем. *Collemataceae*, занимающее довольно высокое (8-е) место, и, напротив, выпадает сем. *Verrucariaceae*, которое представлено в лесной лихенофлоре всего 5 видами.

Высокий процент видов сем. *Parmeliaceae* в лесной и степной лихенофлорах объясняется главным образом горными условиями района исследования. Лишайники этого семейства, будучи эвритопными, а также довольно массовыми и широко распространенными в пределах ареала, легко переходят с одного субстрата на другой и встречаются в различных, часто несвойственных им экотопах. В результате этого в исследуемом районе флора лесов и степей обогащается за счет высокогорных видов и наоборот. Во флоре степей удельный вес сем. *Parmeliaceae*, а также сем. *Usneaceae* возрастает, кроме того, за счет лесных — эпифитных (бореальных и неморальных) — видов.

В лихенофлоре высокогорий зарегистрировано 257 видов, относящихся к 70 родам и 26 семействам. Только в высокогорьях отмечены представители родов *Dactylina*, *Masonhalea*, *Thamnolia*, *Sporastatia*, *Lepidoma*, *Tremolecia*, *Ephebe*, *Staurothele*, *Polyblastia* и др. Характерно, что виды родов *Endopyrenium*, *Psora*, *Toninia* присущи как флоре степей, так и высокогорий, но отсутствуют в лихенофлоре лесов.

Высокогорная лихенофлора резко отличается по структуре от лихенофлоры степей и лесов. Наибольшее число видов содержат семейства *Lecideaceae* (43), *Parmeliaceae* (36), *Cladoniaceae* (31), *Verrucariaceae* (16), *Stereocaulaceae* (14), *Pertusariaceae*, *Lecanoraceae*, *Umbilicariaceae* (по 11), *Aspiciliaceae*, *Peltigeraceae*, *Usneaceae* (по 10). Структура лихенофлоры высокогорий наиболее близка к арктической.

Ниже приведен список лишайников Байкальского хребта. Семейства расположены по системе I. Poelt (1973), виды и роды — в алфавитном порядке.

Сем. *Chrysothricaceae*: *Chrysothrix chlorina* (Ach.) Laundon.

Сем. *Opegraphaceae*: *Opegrapha pulicaris* (Hoffm.) Schrad., *O. vulgata* Ach.

Сем. *Pleosporaceae*: *Microthelia betulina* Lahm ap. Koerb., *Pseudosagedia cinereopruinosa* (Schaer.) Mak.

Сем. *Verrucariaceae*: *Dermatocarpon arnoldianum* Degel., *D. intestiniforme* (Koerb.) Hasse, *D. miniatum* (L.) Massal., *D. rivulorum* (Arnold) DT. et Sarnth., *D. vellereum* Zsch., *D. weberi* (Humb.) Mann., *Endocarpon pusillum* Hedw., *Endopyrenium cinereum* (Pers.) Oxn., *E. hepaticum* (Ach.) Koerb., *Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr., *P. muralis* (Hepp) Oxn., *P. sendtneri* Krempelh., *P. singularis* Arnold, *Staurothele lithina* (Ach.) Zahlbr., *Thelidium absconditum* Rabenh., *T. minutulum* Koerb., *Verrucaria acrotella* Ach., *V. cataleptoides* Nyl., *V. dolomitica* (Massal.) Krempelh., *V. glaucina* Ach., *V. nigrescens* Pers., *V. ambrinula* Nyl.

Сем. *Microglaenaceae*: *Microglaena muscorum* (Fr.) Th. Fr.

Сем. *Caliciaceae*: *Calicium abietinum* Pers., *C. subpusillum* Vain., *C. subtile* Pers, var. *cinerascens* (Nyl.) Keissl., *C. trabinellum* Ach., *Cyphelium lucidum* Th. Fr., *C. notarisii* (Tul.) Blombg. et Forss.

Сем. *Thelotremataceae*: *Diploschistes albissimus* (Ach.) DT. et Sarnth., *D. monticola* Яäs., *D. scruposus* (Schreb.) Norm.

Сем. *Graphidaceae*: *Graphis scripta* (L.) Ach.

Сем. *Asterothyriaceae*: *Solorinella asteriscus* Anzi.

Сем. *Lichinaceae*: *Ephebe hispidula* (Ach.) Henssen, *E. trochytera* (Nyl. ex Vain) Henssen, *Lempholemma myriococcum* (Ach.) Th. Fr., *Psorotichia taurica* (Nyl.) Vain., *Synalissa symphorea* (Ach.) Nyl., *Thyrea pulvinata* (Schaer.) Massal.

Сем. *Heppiaceae*: *Heppia lutosa* (Ach.) Nyl., *Peltula euploca* (Ach.) Wetm.

Сем. *Placynthiaceae*: *Placynthium nigrum* S. Gray, *P. pannariellum* (Nyl.) H. Magn., *Polychidium muscicola* (Sw.) S. Gray, *P. umchausense* (Auersw.) Henssen.

Сем. *Peltigeraceae*: *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd., *P. collina* (Ach.) Schrad, *P. erumpens* (Th. Tayl.) Vain., *P. horizontalis* (Huds.) Baumb., *P. lepidophora* (Nyl.) Vain., *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln., *P. malacea* (Ach.) Funck., *P. mauritzii* Gyeln., *P. membranacea* (Ach.) Nyl., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *P. praetextata* (Flk.) Vain., *P. rufescens* (Weis.) Humb., *P. scabrosa* Th. Fr., *P. spuria* (Ach.) DC., *P. venosa* (L.) Baumg., *Solorina bispora* Nyl., *S. crocea* (L.) Ach., *S. saccata* (L.) Ach.

Сем. *Nephromataceae*: *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *N. bellum* (Spreng.) Tuck., *N. expallidum* (Nyl.) Nyl., *N. helveticum* Ach., *N. isidiosum* (Nyl.) Gyeln., *N. parile* (Ach.) Ach., *N. resupinatum* (L.) Ach.

Сем. *Lobariaceae*: *Lobaria isidiosa* (Müll. Arg.) Vain., *L. pulmonaria* (L.) Hoffm., *Sticta nylanderiana* Zahlbr.

Сем. *Collemataceae*: *Collema auriculatum* Hoffm., *C. cristatum* (L.) Web., *C. fragrans* (Sm.) Ach. em. Degel., *C. multipartitum* Sm., *C. nigrescens* (Huds.) DC., *C. polycarpon* Hoffm., *C. ramenskii* Elenk., *C. subnigrescens* Degel., *C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel., *C. tunaeforme* (Ach.) Ach., *Leptogium burnetiae* Dodge, *L. cyanescens* (Hoffm.) Koerb., *L. lichenoides* (L.) Zahlbr., *L. minutissimum* (Flk.) Fr., *L. saturninum* (Dicks.) Nyl., *L. sinuatum* (Huds.) Massal.

Сем. *Coccocarpiaceae*: *Coccocarpia cronia* (Tuck.) Vain., *Spilonema revertens* Nyl.

Сем. *Pannariaceae*: *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *P. hookeri* (Borr.) Nyl., *P. leucophaea* (Vahl) P. M. Jorg., *P. pezizoides* (Web.) Trevis., *P. praetermissa* Nyl., *Parmeliella triptophylla* (Ach.) Müll. Arg.

Сем. *Lecideaceae*: *Biatora berengeriana* Massal., *B. fusca* (Borr. ex Schaer.) Th. Fr., *B. granulosa* (Ehrh.) Flot., *B. humosa* (Ehrh. ex Hoffm.) Arn., *B. leucophaea* Flk., *B. symmictera* (Nyl.) Bäs., *B. uliginosa* (Schrad.) Fr., *B. vernalis* (L.) Fr., *Bilimbia coprodes* Koerb., *B. sphaeroides* (Dicks.) Koerb., *B. obscurata* (Sommerf.) Th. Fr., *Catillaria chalybaea* (Borr.) Massal., *Huilia albocoerulescens* (Wulf.) Hertel, *H. crustulata* (Ach.) Hertel, *H. flavocoerulescens* (Hornem.) Hertel, *H. panaeola* (Ach.) Hertel, *Hypocenomice scalaris* (Ach. ex Liljebl.) Choisy, *Lecidea aglaea* Sommerf., *L. arctica* Sommerf., *L. armeniaca* (DC.) Fr., *L. assimilata* Nyl., *L. confluens* Ach. f. *soredisa* (Nyl.) Vain., *L. fuscoatra* (L.) Ach., *L. garovaglii* Schaer., *L. glomerulosa* Steud., *L. lactea* (Hoffm.) Flk., *L. lapicida* (Ach.) Ach., *L. limosa* Ach., *L. melancheima* Tuck., *L. promiscua* Nyl., *L. sulphurea* (Hoffm.) Wahlenb., *L. tessellata* Flk., *L. vorticosa* (Flk.) Koerb., *Lecidella carpathica* Koerb., *L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuckert, *Lepidoma demissum* (Rutstr.) Choisy, *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm., *Psora decipiens* (Ehrh.) Ach., *P. globifera* (Ach.) Massal., *P. lurida* (With.) DC., *P. pulcherrima* (Vain.) Elenk., *P. rubiformis* (Ach.) Hook., *Psorula rufonigra* (Tuck.) G. Schneider, *Rhizocarpon atroalbescens* (Nyl.) Zahlbr., *R. badioatrum* (Flk.) Th. Fr., *R. cinereovirens* (Müll. Arg.) Vain., *R. geographicum* (L.) DC., *R. grande* (Flk.) Arnold, *R. hochstetteri* (Koerb.) Vain., *R. macrosporum* Räs., *R. montagnei* (Flot. ex Koerb.) Koerb., *R. obscuratum* (Ach.) Massal., *R. phalerosporum* Vain., *R. polycarpum* (Hepp) Th. Fr., *R. riparium* Räs. subsp. *riparium*, *Toninia coeruleonigricans* (Lightfl.) Th. Fr., *T. cumulata* (Sommerf.) Th. Fr., *T. tristis* Th. Fr., *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel, *Trapelia coarctata* (Sm. et Sow.) Choisy.

Сем. *Lecanoraceae*: *Haematomma ventosum* (L.) Massal., *Lecania nylanderiana* Massal., *Lecanora atra* (Huds.) Ach., *L. atrynea* (Ach.) Rohl., *L. badia* (Pers.) Ach., *L. bicincta* Ram., *L. campestris* (Schaer.) Hue, *L. cateilea* (Ach.) Massal., *L. cenisea* Ach., *L. chlarona* (Ach.) Nyl., *L. chloropolia* (Erichs.) Almb., *L. coilocarpa* (Ach.) Nyl., *L. epibryon* Ach., *L. frustulosa* (Dicks.) Ach., *L. intricata*

(Schrad.) Ach., *L. mughicola* Nyl., *L. muralis* Rabenh., *L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh., *L. subfuscata* H. Magn., *L. subrugosa* Nyl., *L. valesiaca* (Müll. Arg.) Stizbgr., *Rhizoplaca chrysoleuca* (Smith.) Zopf., *R. melanophthalma* (Ram.) Leuckert et Poelt, *Squamarina lentigera* (Web.) Poelt.

Сем. *Aspiciliaceae*: *Aspicilia alphoplaca* (Wahlenb.) Poelt et Leuckert, *A. aquatica* Koerb., *A. cinerea* (L.) Koerb., *A. cupreoatra* (Nyl.) Arnold, *A. cupreogrisea* (Th. Fr.) Hue, *A. flavida* (Hepp) Rehm, *A. girodes* (Nyl.) Hue, *A. laevata* (Ach.) Arnold, *A. lapponica* (Zahlbr.) Oxn., *A. melanaspis* (Ach.) Poelt et Leuckert, *A. pelobotrya* (Wahlenb.) Th. Fr., *A. transbaicalica* Oxn., *A. verrucigera* Hue, *Hymenelia lacustris* (With.) Choisy.

Сем. *Hypogymniaceae*: *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räs., *H. bitteri* (Lynge) Ahti, *H. physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *H. vittata* (Ach.) Gas.

Сем. *Parmeliaceae*: *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. Culb. et C. Culb., *A. scholanderi* (Llano) C. Culb. et W. Culb., *Cetraria ciliaris* Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *C. delisei* (Bory) Th. Fr., *C. hepatizon* (Ach.) Vain., *C. islandica* (L.) Ach., *C. juniperina* (L.) Ach., *C. komarovii* Elenk., *C. laevigata* Rassad., *C. laureri* Krempelh., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. pinastri* (Scop.) S. Gray, *C. rassadinae* T. Makryi, *C. sepincola* (Ehrh.) Ach., *C. tilesii* Ach., *Cetrelia cetrarioides* (Del. ex Duby) C. Culb. et W. Culb., *Dactylina madreporiformis* (Ach.) Tuck., *Masonhalea richardsonii* (Hook.) Kärnefelt, *Parmelia caperata* (L.) Ach., *P. centrifuga* (L.) Ach., *P. conspersa* (Ehrh.) Ach., *P. disjuncta* Erichs., *P. elegantula* (Zahlbr.) Szat., *P. exasperatula* Nyl., *P. fraudans* Nyl., *P. glabratula* (Lamy) Nyl., *P. incurva* (Pers.) Th. Fr., *P. infumata* Nyl., *P. olivacea* (L.) Ach., *P. olivaceoides* Krog., *P. omphalodes* (L.) Ach., *P. panniformis* (Nyl.) Vain., *P. predisjuncta* Essl., *P. ruderata* Vain., *P. saxatilis* (L.) Ach., *P. separata* Th. Fr., *P. septentrionalis* (Lynge) Ahti, *P. soredica* Nyl., *P. sorediosa* Almb., *P. stygia* (L.) Ach., *P. subaurifera* Nyl., *P. sulcata* Tayl., *P. taractica* Krempelh., *P. tinctina* Mah. et Gill., *P. tominii* Oxn., *P. vagans* Nyl., *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold, *P. ambigua* (Wulf.) Nyl., *P. pallescens* (Hoffm.) Killm.

Сем. *Usneaceae*: *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., *A. nigricans* (Ach.) Nyl., *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw., *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach., *C. divergens* Ach., *C. odontella* (Ach.) Röhl., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *E. mesomorpha* Nyl., *E. terrestris* (Tomin) Golubk., *Pseudoephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw., *Usnea cavernosa* Tuck., *U. subfloridana* Stirt., *U. fulvoreagens* (Räs.) Räs., *U. glabratula* (Ach.) Vain., *U. hirta* (L.) Wigg. var. *baicalensis* Räs., *U. longissima* Ach., *U. perplexans* Stirt., *U. scabrata* Nyl.

Сем. *Ramalinaceae*: *Ramalina almquistii* Vain., *R. dilacerata* Hoffm., *R. thransta* (Ach.) Nyl., *R. pollinaria* (Westr.) Ach.

Сем. *Stereocaulaceae*: *Pilophorus cereolus* (Ach.) Th. Fr., *Stereocaulon alpinum* Laur., *S. apocalypticum* Nyl., *S. condensatum* Hoffm., *S.* cfr. *depressum* (Frey) Lamb, *S. glareosum* (Savicz) H. Magn., *S. grande* (H. Magn.) H. Magn., *S.* cfr. *groenlandicum* (Dahl.) Lamb, *S. incrustatum* Flk., *S. myriocarpum* Th. Fr., *S. paschale* (L.) Hoffm., *S. rivulorum* H. Magn., *S. saxatile* H. Magn., *S. subcoralloides* Nyl., *S. symphycheilum* Lamb, *S. tomentosum* Fr.

Сем. *Cladoniaceae*: *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. beringiana* (Ahti) Trass, *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *C. portentosa* (Duf.) Coem., *C. rangiferina* (L.) Harm., *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. bacillaris* (Ach.) Nyl., *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. botrytes* (Hagen.) Willd., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng., *C. coccifera* (L.) Wigg., *C. coniocraea* (Flk.) Spreng., *C. conoidea* Ahti, *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. decorticata* (Flk.) Spreng., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (Flk.) Spreng., *C. fur-*

cata (Huds.) Schrad., *C. glauca* Flk., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. grayi* Merr., *C. imbricaria* Krist., *C. kanewskii* Oxn., *C. lepidota* Nyl., *C. macroceras* (Delise) Ahti, *C. macrophylla* (Schaer.) Stenh., *C. norrilinii* Vain., *C. ochrochlora* Flk., *C. phyllophora* Hoffm., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich., *C. polycarpoides* Nyl., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. scabriuscula* (Del.) Leight., *C. squamosa* (Scop.) Hoffm., *C. subfurcata* (Nyl.) Arnold, *C. subrangiformis* Sandst., *C. subulata* (L.) Wigg., *C. sulfurina* (Michx.) Fr., *C. turgida* (Ehrh.) Hoffm., *C. uncialis* (L.) Wigg., *C. cervicornis* (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti.

Сем. *Baeomycetaceae*: *Baeomyces carneus* (Retz.) Flk., *B. placophyllus* Ach., *B. rufus* (Huds.) Rabenh., *Iemadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.

Сем. *Siphulaceae*: *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer.

Сем. *Umbilicariaceae*: *Lasallia pensylvanica* (Ach.) Llano, *L. pertusa* (Rassad.) Llano, *L. rossica* Dombr., *Umbilicaria caroliniana* Tuck., *U. cylindrica* (L.) Del., *U. deusta* (L.) Baumg., *U. hirsuta* (Sw.) Ach., *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm., *U. mehlenbergii* (Ach.) Tuck., *U. proboscidea* (L.) Schrad., *U. torrefacta* (Lightfl.) Schrad., *U. vellea* (L.) Ach.

Сем. *Acarosporaceae*: *Acarospora badiofusca* (Nyl.) Th. Fr., *A. glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb., *A. gobiensis* H. Magn., *A. fulva* Golubk., *A. oxytona* (Ach.) Massal., *A. schleicheri* (Ach.) Massal., *Biatorella fossarum* (Duf.) Th. Fr., *Sarcogyne picea* H. Magn., *S. privigna* (Ach.) Anzi, *S. regularis* Koerb. em. Oxn., *Sporastatia testudinea* (Ach.) Massal.

Сем. *Pertusariaceae*: *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold, *O. frigida* (Sw.) Lynge, *O. geminipara* (Th. Fr.) Vain., *O. inaequatula* (Nyl.) Zahlbr., *O. parella* (L.) Massal., *O. pustulosa* Vers., *O. upsaliensis* (L.) Massal., *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *P. coriacea* Th. Fr., *P. excludens* Nyl., *P. lactea* (L.) Arnold, *P. leptospora* Nitschke, *P. multipuncta* (Turn.) Nyl., *P. octomela* (Norm.) Erichs., *P. panyrga* (Ach.) Massal., *P. pertusa* (L.) Tuck., *P. solitaria* H. Magn., *P. sommerfeltii* Flk.

Сем. *Candelariaceae*: *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein., *Candelariella lutella* (Vain.) Räs., *C. septentrionalis* Hakul., *C. vitellina* (Ehrh.) Arg.

Сем. *Teloschistaceae*: *Blastenia leucorea* (Ach.) Th. Fr., *Caloplaca caesiorufa* (Ach.) Flag., *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr., *C. flavovirescens* (Wulf.) DT. et Sarnth., *C. haematites* (Chaub. ex St. Amans) Zwackh., *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *C. jungermanniae* (Vahl.) Th. Fr., *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *C. stillicidiorum* (Vahl) Lynge, *C. tetraspora* (Nyl.) Oliv., *C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg., *C. viridirufa* (Ach.) Zahlbr., *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenk., *Protoblastenia rupestris* (Scop.) Steiner, *Xanthoria aureola* (Ach.) Erichs., *X. candelaria* (L.) Arnold, *X. elegans* (Link.) Th. Fr., *X. fallax* (Hepp) Arnold, *X. sorediata* (Vain.) Poelt.

Сем. *Physciaceae*: *Buellia atrata* (Sm.) Anzi, *B. badia* (Fr.) Massal., *B. disciformis* (Fr.) Mudd., *B. geophila* (Flk.) Lynge, *B. schaereri* DNot., *B. stigmatea* (Ach.) Koerb., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Heterodermia speciosa* (Wulf.) Trevis., *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Ph. constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, *Ph. endophoenicea* (Harm.) Moberg, *Ph. hispidula* (Ach.) Moberg., *Ph. kairamoi* (Vain.) Moberg, *Ph. sciastra* (Ach.) Moberg, *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) Mayrhofer et Poelt var. *sareptana*, *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv., *P. aipolia* (Ehrh.) Fürnr., *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr., *P. phaea* (Tuck.) Thoms., *P. stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC., *P. tribacia* (Ach.) Nyl., *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *P. muscigena* (Ach.) Poelt, *Pyxine sorediata* (Fr.) Mont., *Rinodina archaea* Arnold, *R. milvina* (Wahlenb.) Th. Fr., *R. sophodes* (Ach.) Massal., *R. turfacea* (Wahlenb.) Koerb.

Сем. *Micareaceae*: *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl., *Scoliciosporum umbrinum* (Ach.) Arnold.

Сем. *Agyriaceae*: *Xylographa abietina* (Pers.) Zahlbr.

Lichenes Imperfecti: *Lepraria aeruginosa* Sm., *L. latebrarum* Ach., *L. membranacea* (Dicks.) Lett., *Normandina pulchella* (Born.) Nyl.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев М. П. Флора лишайников и лишайниковые синузии Анюйского нагорья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1980. 23 с. — *Будаева С. Э.* К флоре лишайников Баргузинского заповедника. Сем. *Peltigeraceae.* — Нов. сист. низших раст., 1976а, т. 13, с. 145—149. — *Будаева С. Э.* Закономерности распределения лишайников Баргузинского заповедника (Бурятская АССР). — Бот. журн., 1976б, т. 61, с. 395—406. — *Будаева С. Э.* Материалы к флоре лишайников Баргузинского заповедника. — В кн.: Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М., 1981, с. 113—123. — *Будаева С. Э., Глуздаков С. И.* Новые находки лишайников в Забайкалье. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1975, т. 15, № 3, с. 133—134. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Макарова И. И.* Флора лишайников запада Чукотского полуострова: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 21 с. — *Окснер А. М.* Обрісники, що їх зібрав Ю. Ю. Каневський 1916 року на Забайкалії. — Укр. бот. журн., 1926, т. 3, с. 1—3. — *Окснер А. М.* Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалья. I. — Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР, 1939, т. 23 (31), с. 117—139. — *Окснер А. М.* Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалья. II—IV. — Бот. журн. АН УРСР, 1940, т. 1, № 1, с. 77—100; № 2, с. 313—324; № 3—4, с. 31—57. — *Рассадина К. А.* Лихенологический очерк Байкальских берегов. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1936, вып. 3, с. 625—662. — *Рассадина К. А.* Дополнительный список лишайников Байкальских берегов. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2, 1950, вып. 6, с. 344—353. — *Седельникова Н. В.* Флора лишайников Горной Шории. — В кн.: Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 194—208. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Poelt I.* Classification. — In: Lichens. New York; London, 1973, p. 599—632.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 V 1986.

УДК 581.553 (282.2) (476)

Бот. журн., т. 73, № 7

И. М. Степанович

О СООБЩЕСТВАХ CORYNEPHORETUM CANESCENTIS И KOELERIETUM GLAUCAE В БАССЕЙНЕ РЕКИ ВИЛИИ (БССР)

I. M. STEPANOVICH. ON THE CORYNEPHORETUM CANESCENTIS AND KOELERIETUM GLAUCAE COMMUNITIES IN THE VILIYA RIVER BASIN (THE BYELORUSSIAN SSR)

Излагаются некоторые принципиальные подходы к выделению синтаксонов луговой растительности с использованием традиций отечественной геоботаники и отдельных элементов методики Й. Браун-Бланке. Дается сравнительная характеристика распространенных в бассейне р. Вилии (БССР) и занимающих особое положение в иерархической системе псаммофильных сообществ Corynephoretum canescentis и Koelerietum glaucae.

Принципы и методы выделения синтаксонов

Прежде чем давать развернутую характеристику редких для изучаемого региона травянистых сообществ с доминированием псаммофилов (булавоносца седого — *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. и келерии сизой *Koeleria glauca* (Spreng.) DC.), следует сказать о некоторых принципиальных подходах к выделению синтаксономических единиц и определению их положения в иерархической системе.

Классификация растительности до сих пор остается самой сложной проблемой геоботаники (Александрова, 1969; Трасс, 1976). Распространенные ныне основные направления — флористическое, фитоценотическое (доминантное) и фитотопологическое — не в состоянии решить эту проблему.

По мнению Whittaker (1962), наиболее успешным и широко применимым, уже разработанным методом классификации растительности в наше время продолжает считаться классификационная система школы Цюрих—Монпелье (Александрова, 1969; Миркин, Коротков, 1986), в основе которой лежит сходство флористического состава сообществ, а критерием установления этого сходства служат группы характерных видов (Braun-Blanquet, 1921, 1964; Ellenberg, 1956; Scamoni, 1967). Выявление таких групп при соблюдении общих логических правил табличной обработки и последующее, независимое от воли исследователя выделение синтаксонов обеспечивают объективное составление классификационной схемы разными исследователями (Jurko, 1973; Швергунова и др., 1986). Но, как и всякая другая, система Браун-Бланке наряду с положительными сторонами имеет определенные недостатки, на что многократно указывалось в отечественной и зарубежной литературе (Whittaker, 1962; Карамышева, 1967; Работнов, 1967; Александрова, 1969; Westhoff, Maarel, 1973; Трасс, 1976; Миркин, 1978; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1980).

Ряд исследователей (Шенников, 1964; Карамышева, 1967; Трасс, 1976; Василевич, Сырокомская, 1981; Василевич, 1983, 1985; Юркевіч и др., 1985; Штовба, 1986) отмечали, что геоботаническая классификация должна основываться не на одном критерии, а на взаимосвязанном комплексе легко распознаваемых признаков растительности и условий местообитания сообществ. «Она должна быть по возможности свободна от гипотез и гипотетических оснований, не поддающихся учету и объективной проверке» (Шенников, 1964 : 412).

При разработке классификационной системы луговой растительности бассейна р. Вилии была предпринята попытка использовать лучшие (на наш взгляд) традиции отечественной геоботаники и школы Браун-Бланке. С этой целью применен предложенный В. И. Василевичем (1985) подход, который заключается в использовании при выделении синтаксонов не только групп характерных и дифференциальных видов, но и других признаков, обладающих большой корреляционной взаимозависимостью. В основу классификации положена разработанная в лаборатории геоботаники Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР (ИЭБ) типологическая схема (Юркевич и др., 1981; Юркевіч и др., 1985), базирующаяся на эколого-фитоценотических принципах А. П. Шенникова (1935, 1941). Первоначальное распределение геоботанических описаний по конкретным экологическим фитоценонам, соответствующим классам формаций луговой растительности, принятым в классификации с использованием доминантов — пустошные (псаммомезофитные), остепненные (ксеромезофитные), обедненные (психромезофитные), настоящие (эумезофитные), сырые богатые (гигромезофитные), сырые бедные (оксиломезофитные), болотистые (мезогигрофитные) и болотные (мезооксилофитные) луга, которые выделены по хорошо физиономичным и отражающим эдафотоп доминирующим видам, — значительно облегчило табличную обработку материала.

В полевых геоботанических исследованиях были учтены по возможности основные критические замечания, адресованные центральноевропейской школе и высказываемые современными сторонниками растительного континуума, которые направлены, в частности, «на обеспечение репрезентативности выборки пробных площадей» (Александрова, 1969 : 109). Для этого путем предварительного знакомства с ландшафтной структурой изучаемого региона (при помощи карт и рекогносцировочных объездов) намечали ключевые участки, на которых впоследствии закладывали нивелировочные эколого-фитоценотические профили и ряды (рис. 1, 2), охватывающие все элементы ландшафта, характерные для обследуемого района, в том числе с учетом антропогенных нагрузок на растительность (влияние выпаса, поверхностного или коренного улучшения, близлежащих гидромелиорационных и других сооружений, дорог и т. д.). В пределах таких профилей и рядов описывали по общепринятым методикам (Программы. . ., 1932; Методика. . ., 1938; Понятовская, 1964) все без исключения варианты

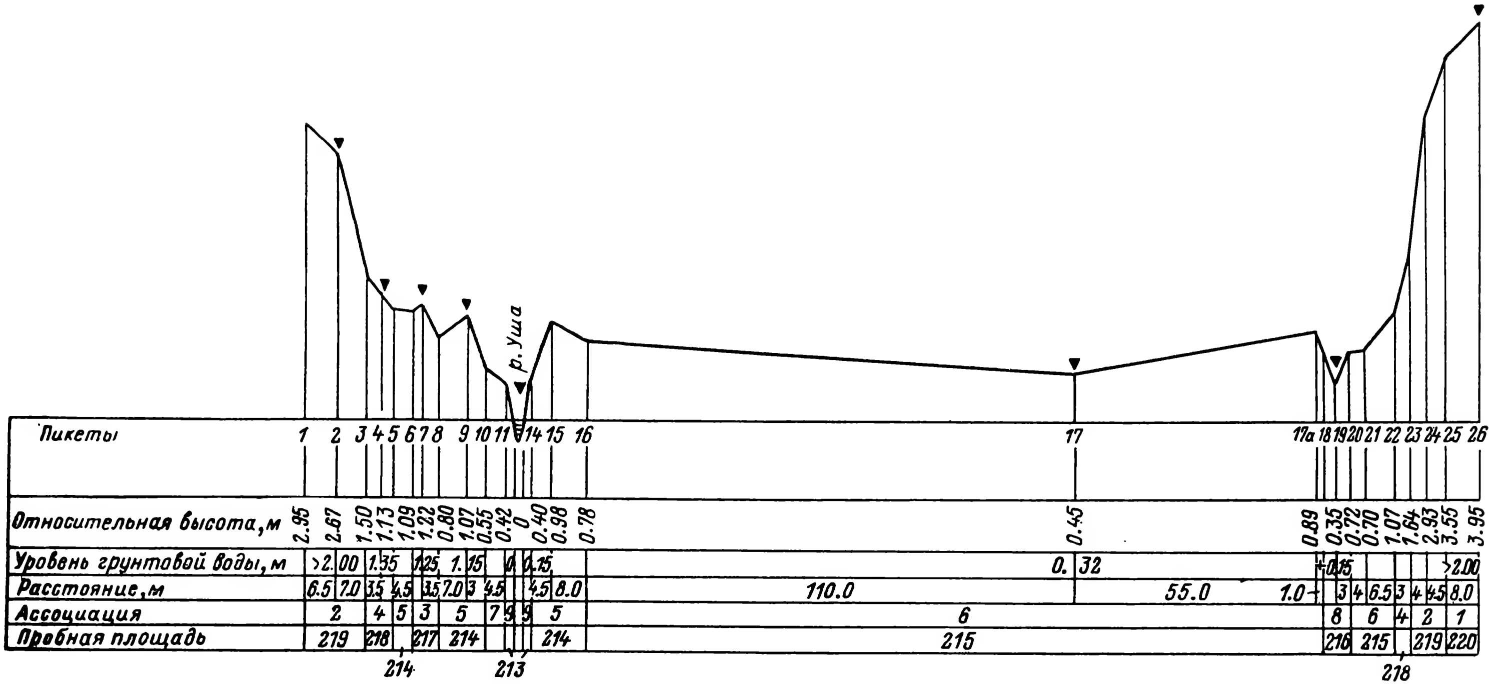


Рис. 1. Эколого-фитоценотический профиль в пойме р. Уши (левого притока р. Вилии) у д. Мясота Молодечненского р-на Минской обл.

Ассоциации: *1* — Corynephoretum canescentis (субассоциация C. c. typicum), *2* — Agrostidetum tenuis (субассоциация A. t. hieracietosum pilosellae), *3* — Sieglingietum decumbentis (субассоциация S. d. anthoxanthetosum odorati), *4* — Nardetum strictae (субассоциация N. s. sieglingietosum decumbentis), *5* — Festucetum pratensis (субассоциация F. p. anthoxanthetosum odorati), *6* — Deschampsietum caespitosae (субассоциация D. c. ranunculetosum repentis), *7* — заросли *Urtica dioica*, *8* — Acoretum calami (субассоциация A. c. typicum), *9* — Phalaroidetum arundinaceae (субассоциация Ph. a. typicum). Вертикальный масштаб 1 : 50, горизонтальный 1 : 1150. Треугольником на профиле обозначено место взятия почвенных образцов и замера уровня грунтовой воды.

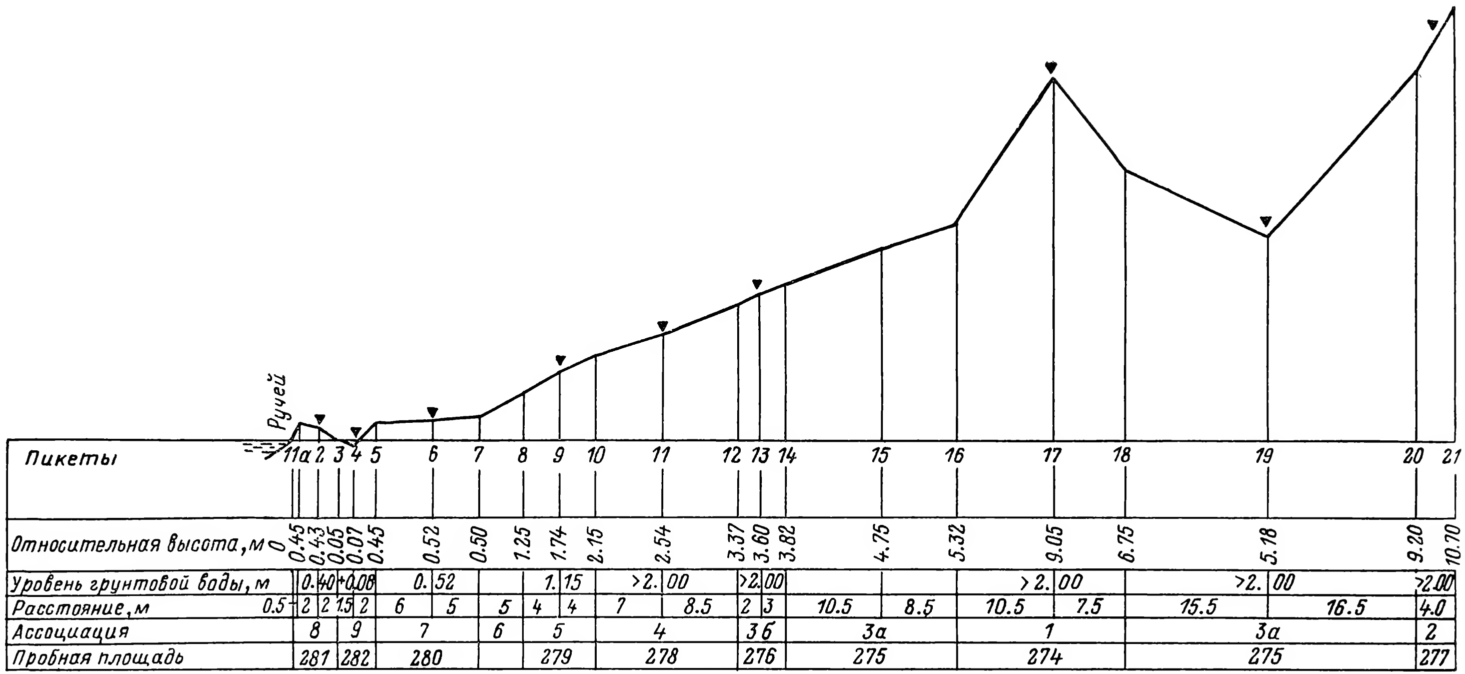


Рис. 2. Эколого-фитоценотический профиль в долине ручья (впадающего в р. Вилию) у д. Порса Вилейского р-на Минской обл.

Ассоциации: *1* — Koelerietum glaucae (субассоциация K. g. festucetosum ovinae), *2* — Trifolietum medii (субассоциация T. m. typicum), *3* — Agrostidetum tenuis (субассоциация: *а* — A. t. trifolietosum repentis, *б* — A. t. dianthetosum deltoidi), *4* — Lupinetum polyphylli (субассоциация L. p. agrostidetosum tenuis), *5* — Nardetum strictae (субассоциация N. s. sieglingietosum decumbentis), *6* — Anthoxanthetum odorati (субассоциация A. o. brizetosum mediae), *7* — Festucetum pratensis (субассоциация F. p. trifolietosum hybridi), *8* — Scirpetum sylvatici (субассоциация S. s. filipenduletosum ulmariae), *9* — Glycerietum fluitantis (субассоциация G. f. caricetosum vesicariae). Вертикальный масштаб 1 : 125, горизонтальный 1 : 550.

растительных сообществ с использованием для этого преимущественно признаков доминирования, физиономичности и местообитания. Таким образом, сохранялась естественная непрерывность выделенных на лугах бассейна относительных континуумов растительности (Василевич, 1967).

Полученная таким способом совокупность описаний пробных площадей (всего 630 описаний) подверглась в камеральных условиях тщательной математической обработке (это прежде всего расчеты нивелировочных и агрохимических данных) и упорядочению с помощью таблиц. Включением в табличную обработку всей экологически непрерывной совокупности описаний (без выбраковки) обеспечивались наибольшая полнота и объективность использования собранных геоботанических материалов при разработке классификации. К последовательной табличной обработке привлечен весь флористический состав сообществ (включая высшие сосудистые растения, мхи и лишайники), экологические (элемент рельефа, экспозиция склонов, увлажнение, механический состав и богатство почвы, кислотность) и другие показатели (продуктивность сообществ, физиономичность, хозяйственное состояние и использование, степень антропогенного воздействия). В результате была получена своеобразная «экологическая лестница» растительных сообществ во главе с доминантами-эдификаторами. Высшее положение на этой «лестнице» заняли сообщества с доминированием видов *Corynephorus canescens* и *Koeleria glauca*. Они, как и другие наиболее стенотопные доминанты, поставлены во главе групп характерных (для классов и союзов) и дифференциальных (ниже ассоциации) видов. Таким образом, доминанты, наиболее полно индицирующие условия местообитания сообществ, облегчили выполнение заключительного этапа классификации — построения иерархической системы. Группы характерных и дифференциальных видов, важнейшие экологические и иные показатели использованы в качестве подтверждения ранга выделяемых единиц. Этим подкрепляется высказывание Василевича (1985 : 1599): «Классификация по доминирующим видам не имеет каких-либо теоретических ограничений, даже исходя из флористических принципов классификации».

Классификационные единицы, полученные с использованием доминантов, экологически обоснованы, хорошо обозримы и, что важно, удобны практически (в хозяйственном отношении и при полевых исследованиях). Разработанная комплексным путем классификация луговой растительности бассейна р. Вилии не требует дополнительной трансформации в хозяйственную типологическую схему. Все выделенные синтаксоны могут рассматриваться одновременно и как производственные подразделения, требующие дифференцированного подхода при хозяйственном использовании. Классификация обладает достаточной гибкостью, допуская дальнейшее развитие и различные изменения по мере пополнения пакета сведений о луговой растительности региона, при этом не нарушаются установленные классификационные принципы.

Основная классификационная единица — ассоциация. В практических целях ее объем значительно увеличен по сравнению с предложенным нами ранее (Юркевіч и др., 1985). Названия ассоциаций и других единиц (субассоциации, союза, класса) даны по одному из господствующих доминантов, который наиболее полно отражает фитоценотическую общность сообществ на определенном отрезке экологической амплитуды. Окончания латинских названий всех синтаксонов (за исключением порядка, который опущен в предлагаемой схеме ввиду его нецелесообразности и для упрощения системы иерархии) заимствованы из системы Браун-Бланке.

Следует отметить, что с научной точки зрения дробление ассоциаций на более мелкие единицы (субассоциации, варианты и т. д.) необходимо, например, для изучения взаимосвязей между сообществами, и, возможно, оно бесконечно. С хозяйственных позиций это нецелесообразно, так как здесь ценность представляют единицы ранга ассоциации (в предлагаемом объеме) и выше.

В результате комплексного подхода при разработке классификации нами выделено 8 классов (Corynephoretea canescentis, Poetea angustifoliae, Anthoxanthetea odorati, Festucetea pratensis, Alopecuretea pratensis, Caricetea nigrae, Phragmitetea australis и Caricetea lasiocarpae), в состав которых включено 17 союзов, 46 ассоциаций и 155 субассоциаций. В данной статье в качестве примера излагается материал, касающийся только класса Corynephoretea canescentis.

Разработанная классификационная система сравнивалась с классификацией растительности Польши, граничащей с Белоруссией (Szata roslinna. . ., 1977; Jasnowska, Jasnowski, 1983; Matuszkiewicz, 1984), и других европейских стран (Holub et al., 1967; Krausch, 1968; Tüxen, 1974; Ellenberg, 1978; Moravec, 1983; Nowak, 1984), где широко используется методика Браун-Бланке. В итоге установлена довольно высокая степень сходства синтаксонов на всех уровнях иерархической системы. Одновременно существует порой значительная количественная и качественная разница в наборах характерных видов, иерархическом положении отдельных синтаксонов, а также в выборе видов для названий классификационных единиц.

Классы луговой растительности в нашей схеме по объему, фитоценотическому и экологическому содержанию близки или идентичны таковым классификации, разработанной с использованием эколого-фитоценотических принципов Шенникова (см.: Юркевич и др., 1981). Выделенные нами союзы находятся в соответствии с группами ассоциаций названной классификации, а субассоциации и варианты — с ассоциациями. Ассоциации предлагаемой системы здесь не имеют аналогов. Они занимают положение ниже групп ассоциаций и гораздо крупнее ассоциаций, выделенных по доминантам-детерминантам.

Единицы классификации луговой растительности изучаемого бассейна рангов ассоциации, союза и класса выделены с использованием комплекса признаков, главными из которых явились группы характерных видов во главе с доминантами-эдификаторами. В число характерных вошли все малообильные виды независимо от степени постоянства, встреченные в пределах определенного синтаксона, а также наиболее стенотопные доминанты, имеющие в границах выделенной единицы максимальное обилие. Субассоциации и варианты не имеют собственных характерных видов и выделены по ведущему доминанту.

Характеристика класса Corynephoretea canescentis

Выделенный нами класс Corynephoretea canescentis в фитоценотическом и экологическом отношениях близок к классу пустошных (псаммомезофитных) лугов Шенникова. Вследствие специфичности местообитания и генезиса, простоты флористической организации сообществ с доминированием *Corynephorus canescens* и *Koeleria glauca* составление иерархической схемы этого класса не было трудным. Исходя из набора характерных видов, свойств эдафотопа, положения в рельефе в пределах класса Corynephoretea выделены 2 союза: Corynephorion canescentis (булавоносцевые луга) и Koelerion glaucae (сизокелериевые луга), сходства и различия между которыми можно видеть в эколого-фитоценотической таблице. Каждый из названных союзов в бассейне р. Вилии включает в себя по одной ассоциации, а каждая ассоциация в свою очередь — по три субассоциации. Субассоциация Koelerietum glaucae festucetosum ovinae представлена двумя вариантами: typicum и Poa angustifolia.

В соседней Польше сообщества с *Corynephorus canescens* и *Koeleria glauca* входят в состав класса Sedo—Scleranthetea Br.-Bl. 1955 em. Müll. 1961 (Krausch, 1968; Szata roslinna. . ., 1977; Matuszkiewicz, 1984). В Чехословакии подобного рода сообщества представлены в классе Koelerio—Corynephoretea Klika 1935 (Holub et al., 1967), в Центральной и Западной Европе — в классе Corynephoretea Br.-Bl. et R. Tx. 1943 em. Tx. (Tüxen, 1974; Ellenberg, 1978). По

Характеристика сообществ класса Corynephoretea canescentis

Союзы	Corynephorion canescentis										Класс постоянства	Koelerion glaucae										Класс постоянства
Ассоциации	Corynephoretum canescentis											Koelerietum glaucae										
Субассоциации	typicum				calamagrostidetosum epigeois				koelerietosum glaucae			corynephoretosum canescentis			festucetosum ovinae					typicum		
Номера описаний	535	358	598	220	373	400	261	371	286	482		576	588	594	274	582	269	579	561	336	566	
Общее проективное покрытие, %	70	75	70	80	75	90	60	90	85	97		80	78	84	80	92	90	85	73	83	88	
Покрытие лишайников и мхов, %	18	20	42	70	17	10	—	20	50	65		45	45	30	50	20	40	32	55	25	15	
Количество видов	28	24	24	26	22	33	20	27	31	33		30	28	28	41	30	36	29	27	38	30	
Элемент рельефа	ВД	ВХ	ПО	ВД	ПГ	ВД	ПД	ПГ	ПГ	ВД		ВХ	ВХ	ВХ	ВХ	ВЧХ	ВЧХ	ВЧХ	ПГ	ВХ	ВХ	
Экспозиция	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	ЮЗ	З	ЮЗ	—	—	—	
Уровень грунтовой воды, м	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2		>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	>2	
Тип почвы	ДП	Д (П)	Д (П)	Д (П)	ДА	ДП	ДА	ДА	ДА	Д (П)		Д (П)	Д (П)	Д (П)	Д (П)	Д (П)	Д (П)	Д (П)	ДА	Д (П)	Д (П)	
Механический состав почвы	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ		ПМЗ	ПГР	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПМЗ	ПГР	ПГР	
Мощность гумусного горизонта, см	7	8	6	5	10	8	8	9	8	5		7	10	11	14	15	18	12	10	8	10	
Содержание гумуса, %		0.8		0.7	0.9		1.2		1.0			0.6			1.8		3.2	2.6		1.8		
Обменная кислотность, pH		3.95		4.25	4.82		4.97		4.86			4.41			4.41		4.36	5.80		7.00		
Обменный калий (K_2O), мг		3.60		4.61	4.83		5.80		4.24			6.18			11.40		11.63	10.20		6.45		
Подвижные соед. фосфора (P_2O_5), мг		8.23		21.38	5.22		3.00		2.63			3.20			0.75		15.75	18.91		5.80		
Продуктивность, ц/га	3.5	1.1	1.0	1.3	3.5	5.0	4.5	4.7	1.8	5.0		4.5	2.8	5.8	2.0	3.3	1.6	3.9	3.0	2.4	3.0	
Хозяйственное использование	П	(П)	(П)	П	(П)	—	—	(СП)	СП	П		—	(П)	(П)	—	(П)	П	П	(П)	—	(П)	
Закустаренность (покрытие, %)	—	+	—	—	1	6	10	5	—	3		—	3	—	10	4	—	2	3	5	1	
Завалуненность (покрытие, %)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2		—	5	1	—	+	—	+	—	15	8	
Степень антропогенного воздействия	3	2	2	3	2	1	1–2	2	3	4		1–2	1–2	2	1–2	2	3	3	2	1	2	
Характерные виды класса Corynephoretea																						
Scleranthus perennis	5	6	2	5	4	5	20	2	10	10	V	5	12	13	15	5	30	30	5	+	12	V
Sedum acre	4	8	4	+	—	5	10	—	17	5	IV	+	10	15	10	15	11	10	+	8	5	V
Artemisia campestris	5	20	15	2	12	8	5	7	18	6	V	15	25	20	9	10	35	11	6	25	20	V
Thymus serpyllum	7	6	10	10	10	11	5	10	14	20	V	12	10	15	5	10	+	2	14	10	14	V
Cetraria islandica	10	—	15	10	7	—	—	8	14	8	IV	13	10	5	20	5	—	—	10	+	—	IV
Cladina arbuscula	20	—	15	40	5	—	—	2	10	17	IV	18	15	8	17	11	—	—	15	—	5	IV

Продолжение

Союзы	Corynephorion canescentis										Класс постоянства	Koslerion glaucae										Класс постоянства
Ассоциации	Corynephoretum canescentis											Koelerietum glaucae										
Субассоциации	typicum				calamagrostidetosum epigeois				koelerietosum glaucae			corynephoretosum cauescentis			festucetosum ovinae					typicum		
Номера описаний	535	358	598	220	373	400	261	371	286	482		576	588	594	274	582	269	579	561	336	566	
Helichrysum arenarium	1	5	5	3	—	7	—	—	—	10	III	+	5	—	10	10	12	10	—	4	—	IV
Cladina mitis	2	—	5	—	—	5	—	—	32	24	III	—	20	3	10	8	4	6	20	5	+	V
Jasione montana	+	+	2	2	—	6	—	—	—	+	III	—	2	—	4	6	3	3	—	5	—	III
Berteroa incana	3	—	1	—	—	3	—	4	3	—	III	—	—	+	3	5	5	4	4	—	1	IV
Erigeron acris	—	3	—	1	—	—	3	—	—	—	II	—	5	+	3	5	—	+	—	2	1	IV
Cladonia chlorophaea	—	—	—	—	—	1	—	3	—	—	I	1	—	—	—	—	—	+	—	2	—	II
Polytrichum piliferum	—	2	—	1	—	—	—	—	—	1	II	—	—	—	—	5	—	—	—	—	+	I
Tortula ruralis	+	—	—	—	—	—	—	5	—	3	II	—	—	—	—	+	—	—	—	—	2	I
Cladonia ochrochlora	1	—	—	—	1	—	—	+	—	—	II	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	I
Carex ericetorum	—	—	+	1	—	2	—	—	—	+	II	1	—	—	—	—	2	—	—	—	—	I
	Характерные виды союза Corynephorion и ассоциации Corynephoretum																					
Corynephorus canescens	60	45	37	25	40	28	20	10	40	40	V	20	25	18	10	15	10	8	5	—	+	V
Cetraria ericetorum	4	10	8	—	3	—	—	2	—	14	III	2	—	—	—	+	—	—	—	—	—	I
Agrostis canina var. *arida*	6	—	2	15	2	—	10	—	5	5	IV	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	I
Spergula morisonii	1	—	+	—	1	—	2	—	—	+	III	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	I
Rhacomitrium canescens	3	—	5	10	—	—	—	—	—	2	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ceratodon purpureus	—	6	2	16	—	5	—	7	—	—	III	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	I
Herniaria glabra	—	2	2	—	—	—	—	—	—	3	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Senecio vernalis	—	2	—	—	—	—	1	—	—	+	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Дифференциальные виды ассоциации Corynephoretum																					
Melandrium album	2	—	—	—	2	—	—	+	2	—	II	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	I
Viola canina	+	—	—	—	+	—	—	1	—	—	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение

Союзы	Corynephorion canescentis										Класс постоянства	Koelerion glaucae										Класс постоянства
Ассоциации	Corynephoretum canescentis											Koelerietum glaucae										
Субассоциации	typicum				calamagrostidetosum epigeois				koelerietosum glaucae			corynephoretosum canescentis			festucetosum ovinae					typicum		
Номера описаний	535	358	598	220	373	400	261	371	286	482		576	588	594	274	582	269	579	561	336	566	
Дифференциальные виды субассоциации C. c. calamagrostidetosum epigeois																						
Calamagrostis epigeois	3	—	—	5	25	40	35	50	6	—	IV	4	—	5	—	+	—	—	2	—	—	II
Oenothera rubricaulis	2	—	+	—	10	—	5	10	—	—	III	6	—	—	—	—	—	—	+	—	—	I
Saponaria officinalis	—	—	—	—	5	—	—	3	—	—	I	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	I
Astragalus arenarius	—	—	—	—	—	5	1	+	—	—	II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Характерные виды союза Koelerion glaucae и ассоциации Koelerietum glaucae																						
Koeleria glauca	4	4	3	—	—	5	—	5	10	25	IV	20	20	35	30	40	22	14	25	45	35	V
Cladonia furcata	—	—	—	—	—	5	—	—	—	15	I	10	—	18	6	—	12	10	—	7	8	IV
Sedum thelephium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	1	—	—	2	—	II
Дифференциальные виды ассоциации Koelerietum glaucae																						
Abietinella abietina	—	—	—	2	—	—	—	—	—	6	I	—	5	+	5	1	30	20	15	10	3	V
Carex praecox	—	—	—	—	—	3	—	—	7	—	I	—	—	6	1	—	+	3	+	1	2	IV
Thymus ovatus	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	I	5	+	10	—	2	6	8	+	8	2	V
Pimpinella saxifraga	—	+	—	—	—	—	—	—	3	—	I	+	3	5	1	2	—	+	3	4	3	V
Galium verum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	2	—	—	4	5	—	+	2	IV
Centaurea scabiosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	2	—	—	—	—	4	—	II
Silene borysthenica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	3	—	2	—	II
Peucedanum oreoselinum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	+	—	—	—	II
Дифференциальные виды субассоциации K. g. festucetosum ovinae																						
Festuca ovina	—	—	—	—	+	—	—	4	—	—	I	—	—	—	18	20	15	15	10	3	4	IV
Poa angustifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	12	8	—	—	—	II
Phleum pratense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	4	2	—	—	—	II
Lotus corniculatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	II
Прочие виды																						
Hieracium pilosella	8	40	10	20	+	15	3	15	15	16	V	4	+	10	13	12	14	15	20	20	10	V
Rumex acetosella	5	1	2	8	4	+	8	4	25	8	V	8	2	20	5	6	9	8	5	+	1	V
Potentilla argentea	6	3	1	5	5	—	+	3	5	7	V	3	2	4	5	5	5	5	5	+	+	V

Союзы	Corynephorion canescentis										Класс постоянства	Koelerion glaucae										Класс постоянства
Ассоциации	Corynephoretum canescentis											Koelerietum glaucae										
Субассоциации	typicum				calamagrostidetosum epigeois				koelerietosum gloucae			corynephoretosum canescentis			festucetosum ovinae					typicum		
Номера описаний	535	358	598	220	373	400	261	371	286	482		576	588	594	275	582	269	579	561	336	566	
Knautia arvensis	—	3	+	—	—	—	4	—	+	3	III	2	4	—	4	5	2	3	—	4	2	IV
Antennaria dioica	—	10	1	12	—	—	—	—	—	7	II	—	30	—	3	4	—	1	—	—	—	II
Agrostis tenuis	—	+	—	—	—	2	—	+	5	10	III	—	—	3	6	—	5	—	+	1	—	III
Equisetum arvense	+	4	2	+	2	—	3	+	—	—	IV	2	5	—	+	—	—	—	2	—	—	II
Achillea millefolium	+	2	—	1	+	2	—	—	2	3	IV	—	—	2	+	—	3	—	1	3	—	III
Carex hirta	+	—	—	—	—	—	2	3	1	10	III	—	—	1	2	—	1	—	—	3	4	III
Trifolium arvense	—	—	—	—	—	—	3	2	—	4	II	3	—	—	3	—	—	—	+	—	1	II
Rumex thyrsiflorus	—	+	—	—	—	—	1	2	—	4	II	2	—	+	3	2	—	—	7	2	1	IV
Trifolium repens	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	I	2	—	—	+	—	1	—	+	—	—	II
Sieglingia decumbens	—	—	—	2	—	2	—	—	+	—	II	—	—	—	—	—	—	1	—	—	+	I
Stellaria graminea	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	I	1	—	—	—	1	—	+	—	—	—	II
Festuca rubra	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	I	—	—	1	—	—	—	—	+	—	—	I

Примечание. Единично встречены *Nardus stricta* (220), *Festuca trachyphylla* (220), *Vaccinium vitis-idaea* (400), *Melampyrum sylvaticum* (400), *Polygonatum odoratum* (400), *Gypsophila fastigiata* (400), *Anthemis tinctoria* (400), *Campanula rotundifolia* (400), *Scorsonera humilis* (400), *Pteridium aquilinum* (400), *Crepis tectorum* (284), *Poligonum amphibium* (284), *Leontodon autumnalis* (482), *Jovibarba sobolifera* (482), *Equisetum sylvaticum* (594), *Senecio jacobaea* (588), *Trifolium pratense* (274), *Trifolium aureum* (274), *Leucanthemum vulgare* (269), *Hieracium umbellatum* (269), *Melilotus officinalis* (336), *Anthyllis vulneraria* (336), *Elytrigia repens* (336), *Ranunculus polyanthemos* (336), *Solidago virgaurea* (336), *Calluna vulgaris* (400, 576), *Hypochoeris radicata* (400, 588), *Viscaria vulgaris* (336, 566), *Trifolium medium* (336, 274), *Vicia cracca* (336, 400), *Lupinus polyphyllus* (274, 269), *Galium mollugo* (274, 358), *Poa annua* (269, 284), *Melampyrum pratense* (269, 579), *Dianthus deltoides* (482, 284), *Tanacetum vulgare* (371, 373), *Silene nutans* (400, 561), *Melampyrum nemorosum* (269, 594), *Plantago lanceolata* (582, 336), *Anthoxanthum odoratum* (286, 588), *Poa compressa* (269, 336), *Rhinanthus alectorolophus* (400, 269).

Элементы рельефа: ВД — валообразная дюна, ПД — плоская дюна, ПГ — плоская грива, ПО — песчаная оза, ВХ — вершина холма, ВЧХ — верхняя часть холма. Экспозиция: ЮЗ — юго-западная, З — западная; тип почвы: ДП — дерново-подзолистая (заключение в скобки означает слабозаметное оподзоливание), ДА — дерново-аллювиальная; механический состав почвы: ПМЗ — песок мелкозернистый, ПГР — песок гравелистый; С — сенокос; П — пастбище (заключение в скобки означает очень незначительное использование). Для видов приведены значения проективного покрытия, %.

Названия видов сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981), мхов — по M. Fw. Corley et al. (1981), лишайников — по J. Poelt (1973) и с использованием ряда монографических работ. Агрохимические показатели получены в расчете на 100 г почвы. Степень антропогенного воздействия определена по 5-балльной шкале, разработанной автором: 1 — естественные луга, почти не испытывающие прямого антропогенного воздействия (луга заповедников и заказников, неиспользуемые участки лесных лугов); 2 — естественные луга, слабо испытывающие антропогенное влияние (сенокосы лесные и пойм многих рек); 3 — естественные луга с умеренной антропогенной нагрузкой (сенокосы после поверхностного улучшения и слабо или умеренно дигрессированные пастбища); 4 — естественные луга, сильно испытывающие антропогенную нагрузку (претерпевшие перезалужение сенокосы и сильно дигрессированные пастбища, придорожные участки, приусадебные и вблизи карьеров, прудов, водохранилищ); 5 — культурные луга (моно- и поликомпонентные сенокосы и пастбища на мелиорированных землях и пашнях). Классы постоянства видов определены по шкале Браун-Бланке (Ellenberg, 1956; Westhoff, Maarel, 1973). В скобках после латинских названий единично встреченных видов указаны номера описаний.

объему и флористической организации синтаксоны выделенного нами класса Corynephoretea очень близки к единицам соответственного ранга перечисленных классов. Эти типичные для океанических и субокеанических регионов Европы сообщества сформировались на песчаных пространствах. Встречаемость их на северо-западе Белоруссии резко снижается. Среди узколистных ксероморфных трав значительно увеличивается участие розеточных растений, суккулентов, многочисленных ксерофитов, двудольных многолетников, свидетельствующих о возрастании континентальности условий произрастания.

Выделенная нами ассоциация Corynephoretum canescentis по набору характерных видов и примерно по объему соответствует ассоциации Spergulo vernalis—Corynephoretum (R. Tx. 1928) Libb. 1933, которая отнесена (Matuszkiewicz, 1984) к союзу Corynephorion canescentis Klika 1931 порядка Corynephoretalia canescentis R. Tx. 1937 em. Krausch 1962, а ассоциация Koelerietum glaucae близка к ассоциации Festuco psammophillae—Koelerietum glaucae Klika 1931 союза Koelerion glaucae (Volk 1931) Klika 1935 порядка Festuco—Sedetalia R. Tx. 1951 em. Krausch 1962 (Matuszkiewicz, 1984). Обе ассоциации объединены в класс Corynephoretea. Они имеют бедный набор высших растений и широкое распространение некоторых видов лишайников, в частности *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb., *Cetraria islandica* (L.) Ach. Высокое обилие и постоянство проявляют из сосудистых ксерофитные виды: *Artemisia campestris* L., *Thymus serpyllum* L., *Scleranthus perennis* L., *Sedum acre* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. Из малообильных характерными для этих сообществ являются виды: *Jasione montana* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Erigeron acris* L., *Carex ericetorum* Poll., а также *Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng., *C. ochrochlora* Flk., *Polytrichum piliferum* Hedw. и *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Meyer. & Scherb.

Основные ценозообразователи *Corynephorus canescens* и *Koeleria glauca* имеют высокий класс постоянства, однако наибольшего обилия эти псаммофиты достигают в пределах соответственных ассоциаций. Поэтому в таблице они стоят во главе характерных видов ассоциации Corynephoretum и Koelerietum. Высококонстантны также *Hieracium pilosella* L., *Rumex acetosella* L. и *Potentilla argentea* L., но как характерные первые 2 вида отнесены к ассоциации Agrostidetum tenuis класса Anthoxanthetea odorati, а третий — к классу Poetea angustifoliae, где данные растения представлены в максимальном обилии. То же можно сказать и в отношении *Agrostis tenuis* Sibth. и других видов из группы прочих.

В структуре травостоев булавоносцевых и сизокелериевых лугов можно выделить 2—3 яруса. Сложение сообществ пятнистое. В середине вегетации (июнь—июль) преобладает буровато-пестро-белесый аспект. Сообщества Corynephoretum canescentis и Koelerietum glaucae формируются на очень сухих и слабогумусированных глубокорыхлопесчаных слаборазвитых дерново-подзолистых, слабооподзоленных почвах.

Различия у рассматриваемых нами (на первый взгляд однородных) сообществ многочисленны и отчетливо выражены. Во-первых, имеются расхождения величин обилия и покрытия самих доминантов. Кроме того, обе ассоциации заметным образом дифференцируются довольно значительными группами растений, причем в ассоциации Koelerietum glaucae резко увеличивается доля ксерофитов, характерных для остепненных лугов (*Carex praecox* Schreb., *Festuca ovina* L., *Thymus ovatus* Mill., *Galium verum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Abietinella abietina* (Turn.) Fleisch, *Centaurea scabiosa* L., *Silene borysthenica* (Grun.) Walters).

Наблюдается интересная зависимость в изменении проективного покрытия основных ценозообразователей и эдафотопа сообществ (мощности гумусного горизонта). На рис. 3 эта зависимость изображена графически (расчеты проводились по: Василевич, 1969; Терентьев, Ростова, 1977). У *Corynephorus cane-*

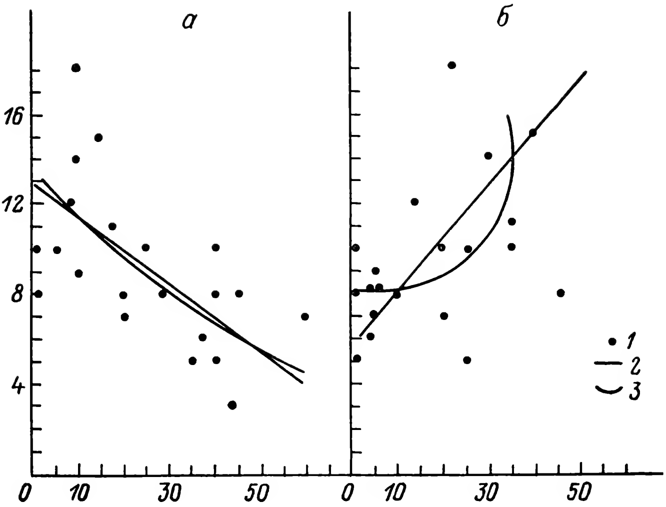


Рис. 3. Зависимость проективного покрытия *Corynephorus canescens* (*а*) и *Koeleria glauca* (*б*) от мощности гумусного горизонта почвы.

По оси абсцисс — проективное покрытие вида, %; по оси ординат — мощность гумусного горизонта почвы, см. *1* — эмпирические точки, *2* — теоретическая линия регрессии y/x, *3* — корреляционная кривая.

scens увеличение покрытия связано с уменьшением гумуса. У *Koeleria glauca* наблюдается обратная зависимость: прямая регрессии имеет противоположное и более резкое направление, а корреляционная кривая — в виде дуги. Оптимума своего развития келерия достигает при мощности перегнойного горизонта 10—14 см и содержании гумуса 1.0—2.0 %. При увеличении этих значений резко снижается конкурентоспособность вида и повышается фитоценотическая роль растений остепненных лугов.

Уменьшение гумуса ведет к усилению господства булавоносца седого. С содержанием гумуса тесно связано распределение обменного калия. Другие показатели богатства почвы мало скоррелированы с этим признаком. Например, содержание подвижных соединений фосфора явно зависит от степени антропогенного воздействия и хозяйственного использования травостоя. Максимальные значения P_2O_5 от 15.75 до 21.38 мг на 100 г почвы отмечены на участках с высокой пастбищной нагрузкой.

Следует также указать, что имеется связь в распространении изучаемых сообществ с механическим составом и кислотностью почвы. Сизокелерейники предпочитают песчаные почвы более грубого механического состава с участием гравия и валунов. Реакция почвенной среды у сообществ с господством келерии сизой может достигать нейтральных отметок. Сообщества булавоносца седого обильнее представлены на кислых однородных (мелкозернистых) песках.

Сообщества Corynephoretum canescentis в бассейне р. Вилии занимают вершины эоловых форм рельефа преимущественно на зандровых полях Поозерского (Валдайского) ледникового комплекса (Нарочано-Вилейская низина), представленных древними рыхлопесчаными валообразными дюнами и холмами, а также обширными плоскими гривами — останцами надпойменных террас в долинах рек Вилии, Нарочи, Узлянки, где нет поемно-аллювиального влияния; они являют собой начальный этап зарастания развеваемых песков. На дальнейшей стадии сукцессии видовой состав булавоносцевых сообществ становится богаче, травостой гуще. Интенсивность этого процесса зависит от климатических, почвенных условий и хозяйственного использования. В результате развиваются различные группировки трав-псамммофилов, реже происходит непосредственное восстановление бедных и сухих боровых сообществ (Szata roslinna. . ., 1977; Matuszkiewicz, 1984). Булавоносники могут возникать как следствие дегенерации луга либо уничтожения первичной естественной растительности (например, после вырубки сосняков лишайниковых на внепойменных участках) и в необводненных песчаных карьерах.

Сообщества Koelerietum glaucae распространены небольшими пятнами на вершинах и хорошо прогреваемых склонах необлесенных песчано-гравелистых камовых холмов и озов по всей возвышенной территории бассейна (на Ошмянской и Минской возвышенностях, Свенцянских грядах и Куренецком повышении), иногда на месте старых кострищ, в разработанных сухих карьерах. Сизокелерейники представляют собой конечную фазу процесса дегенерации боровых сообществ (Matuszkiewicz, 1984).

В естественном экологическом ряду ассоциации Corynephoretum и Koelerietum чаще сменяются обедненными сообществами с преобладанием *Agrostis tenuis* (см. рис. 1, 2). Однако ассоциация Agrostidetum tenuis в соседстве с ассоциацией Corynephoretum представлена пустошным вариантом (субассоциация Agrostidetum tenuis hieracietosum pilosellae), а с ассоциацией Koelerietum — флористически более богатым сообществом с признаками остепнения (субасс. Agrostidetum tenuis trifolietosum repentis). Подобная картина в общем характерна для изучаемого региона.

Таким образом, травянистые сообщества класса Corynephoretea canescentis, представленные в бассейне р. Вилии двумя близкими по видовому составу и экологии ассоциациями Corynephoretum canescentis и Koelerietum glaucae, — сукцессионные стадии на пути дегенерации естественной (чаще лесной) растительности. Они имеют ограниченное узкими экологическими рамками территориальное распространение, самую низкую естественную продуктивность среди луговых сообществ региона (1—5 ц/га сухой массы) и незначительные кормовые достоинства основных ценозообразователей. Однако эти травостои играют важную роль в закреплении бесплодных рыхлых песков.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Василевич В. И.* Учение о непрерывности растительного покрова. — Тр. МОИП, 1967, т. 27, с. 59—69. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с. — *Василевич В. И.* Выбор метода классификации растительности. — Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк, 11—14 мая 1983. Л.: Наука, 1983, с. 131—132. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1596—1604. — *Василевич В. И., Сырокомская И. В.* Опыт флористической классификации суходольных лугов северо-запада европейской части СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1399—1406. — *Карамышева З. В.* Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. — Бот. журн., 1967, т. 52, с. 1132—1145. — Методика полевых геоботанических исследований. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 215 с. — *Миркин Б. М.* Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, № 3, с. 77—88. — *Миркин Б. М., Коротков К. О.* Предисловие. — В кн.: Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев). М.: Изд-во МГУ, 1986, с. 5—9. — *Миркин Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Об экологических классификациях растительности. — В кн.: Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа, 1980, с. 5—26. — *Понятовская В. М.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 209—299. — *Программы* для геоботанических исследований. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 248 с. — *Работнов Т. А.* [Рец.] Х. Элленберг. Растительность Средней Европы и Альп. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 1, с. 123—138. — *Терентьев П. В., Ростова Н. С.* Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 152 с. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Швергунова Л. В., Горяинова И. Н., Микляева И. М., Михайлова Г. А.* О разном понимании методики Браун-Бланке. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986, т. 91, № 6, с. 66—76. — *Шенников А. П.* Принципы ботанической классификации лугов. — Сов. бот., 1935, т. 3, № 5, с. 35—40. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Штовба О. Ю.* Географический анализ распространения лугов поймы р. Енисея на основе флористической классификации. — Вестн. МГУ. Сер. 5, География, 1986, № 3, с. 77—80. — *Юркевич И. Д., Буртыс Н. А., Бусько С. Р.* Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов. (По исследованиям поймы р. Березины). Минск: Наука и техника, 1981. 230 с. — *Юркевiч I. Д., Бур-*

тыс Н. А., *Бусько С. Р.*, *Сцепановіч І. М.* Класіфікацыя прыроднай лугавой расліннасці Беларусі. — Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1985, № 1, с. 3—8. — *Braun-Blanquet J.* Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. — Jahrb. St. Gallen Naturw. Ges., 1921, N 57, S. 305—351. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York: Springer, 1964. 865 S. — *Corley M. Fw.*, *Crundwell A. C.*, *Düll R.* et al. Mosses of Europe and the Azores, an annotated list of species, with synonyme from the recent literature. — J. Bryol., 1981, vol. 11, N 4, p. 609—689. — *Ellenberg H.* Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Tl 1. (Einführung in die Phytologie von H. Walter. Bd 4). Stuttgart: Ulmer, 1956. 136 S. — *Ellenberg H.* Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2 Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1978. 982 S. — *Holub J.*, *Heyny S.*, *Moravec J.* & *Neuhäusl R.* Übersicht der höheren Vegetationseinheiten der Tschechoslowakei. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Ser. math. nat. Praha, 1967, N 77/3, s. 1—75. — *Jasnowska J.*, *Jasnowski M.* Zbiorowiske roslinne związku Caricion lasiocarpae V. d. Bergh. ap. Lebr. 49 Torfowisk mszarnuchna pojezierzu Bytowskim. — Zesz. Nauk. AR Szczecinie. Rol., 1983, N 32, s. 65—80. — *Jurko A.* Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. — Preslia, 1973, N 45, S. 41—69. — *Krausch H. D.* Die Standtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea) in Brandenburg. — Mit. Flor.-Soz. Arbeitsgem., N. F. 13, 1968, S. 71—100. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. 2 Wyd. Warszawa: PWN, 1984. 298 c. — *Moravec J.* Přehled vyšších vegetačnich jednotek České socialistické republiky. — Preslia, 1983, 55, N 2, s. 97—122. — *Novak B.* Übersicht der wichtigsten Pflanzengesellschaften der Wiesen und Weiden in Hessen. — Vogel und Umwelt, 1984, 3, N 1, S. 3—23. — *Poelt J.* The lichens Ahmadjian and M. E. Hale. New York; London: Akad. Press, 1973, p. 599—632. — *Scamoni A.* Wstep do fitosocjologii praktycznej. Warszawa: PWR, 1967. 247 s. — *Szata* roślinna Polski. (Oprac. zbiorowe pod red. W. Szafera, K. Zarzyckiego). T. 1. 3 Wyd. Warszawa: PWN, 1977. 615 s. — *Tüxen R.* Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2 Aufl., Lief. 1. Lehre: Cramer, 1974, Hf 10. 207 S. — *Westhoff V.*, *Maarel E.* van der. The Braun-Blanquet Approach. — In: Handbook of vegetation science / Ed. R. H. Whittaker. Pt V. Ordination and classification of communities. Hague: Junk, 1973, p. 617—726. — *Whittaker R. H.* Classification of natural communities. — Bot. Rev., 1962, vol. 28, N 1, p. 1—239.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 8 VI 1987.

УДК 581.12 : 581.54

Бот. журн., т. 73, № 7

Н. М. Воронкова, Н. Г. Васьковская

ДЫХАНИЕ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

N. M. VORONKOVA, N. G. VASKOVSKAYA. LEAF RESPIRATION IN WOODY PLANTS FROM THE SOUTH OF THE PRIMORYE TERRITORY

Описываются сезонные изменения интенсивности дыхания 11 видов аборигенных растений. Установлено, что интенсивность дыхания в течение вегетационного периода у большинства видов имеет 2 максимума — весенний и осенний. Для исследованного района характерно наличие активно и слабо дышащих растений. Интенсивность дыхания при температуре 23 °С варьирует в пределах 206.4—1009.8 мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$.

Морфофизиологические и биохимические характеристики древесных растений, полученные в естественных условиях обитания в определенные периоды их годичного цикла развития, служат показателем эколого-физиологических особенностей видов, а также могут быть полезны при решении таких вопросов, как интродукция, диагностика устойчивости к неблагоприятным факторам среды, прогнозирование и повышение продуктивности. Каждая фаза развития растительного организма обусловлена физиолого-биохимическими ритмами, коррелирующими с сезонными ритмами внешней среды.

Одна из основных физиологических функций растения, являющаяся интегральным показателем активности растения в различные периоды жизнедеятельности, — это дыхание. Поскольку интенсивность дыхания **зависит от** эндо- и экзогенных факторов, считают, что генетически обусловленную сезонную динамику дыхательной способности следует отличать от изменений, происходящих под влиянием температуры. Опубликованные по указанному вопросу данные касаются преимущественно травянистых растений (Семихатова, 1962, 1968; Иванова и др., 1985). У древесных растений изучены в основном сезонные изменения дыхания при адаптации к пониженной температуре (Альтергот, Хитрово, 1970; Сергеева, 1971).

Известно, что сезонный ход дыхания растений имеет в различных регионах свои особенности. Исследование динамики дыхательной способности растений дальневосточной флоры, которая в прошлом формировалась в специфическом климате, меняющемся под влиянием регрессий и трансгрессий моря, представляет несомненный интерес, так как современные леса являются прямыми потомками третичной флоры (Сочава, 1946). Между тем работы по данному вопросу ограничиваются исследованиями дыхания ореха маньчжурского, лещин и некоторых видов кленов (Антоненко, 1977, 1980).

Климатические условия, объекты и методика

Климат юга Приморского края характеризуется малоснежной зимой, холодной и затяжной весной, влажным летом и теплой, сухой, продолжительной осенью. Зимний и летний периоды имеют более низкие температуры воздуха и почвы, чем районы тех же широт европейской части СССР. Летний период характеризуется обилием дней с туманами и южными ветрами, слоистыми облаками и моросящими затяжными дождями, а во второй половине лета — с ливневыми дождями. Специфические климатические условия складываются под влиянием муссонов. Раннее прекращение весенних заморозков и продолжительная теплая осень обусловливают длительный вегетационный период с достаточно большой суммой летнего тепла. Вегетационный период начинается во второй половине апреля и продолжается до конца октября (около 190 дн). В результате местные дальневосточные виды отличаются своей приспособленностью к летнему переувлажнению и к сухим, ясным и холодным зимам.

Работу проводили в Ботаническом саду Дальневосточного отделения АН СССР, расположенном на п-ове Муравьева-Амурского в окр. г. Владивостока (43° с. ш.). Объектами исследования служили 11 представителей дальневосточной дендрофлоры, относящихся к 9 семействам.

Дыхание определяли манометрическим методом (Семихатова, Чулановская, 1965) при температуре 23 °С. Измерения вели в течение 1.5—2 ч, показания манометров отмечали каждые 20 мин. Средние величины дыхательной способности вычисляли из 5—6 показаний 3—4 параллельных проб. Пробы брали с наиболее развитых листьев средней части кроны у нескольких деревьев одного вида. Определения проводили в 9—11 ч утра. Полученные величины дыхательной способности выражали в микролитрах кислорода, поглощенного за 1 ч 1 г сырой массы растительного материала. Данные обрабатывали статистически.

Результаты исследования и их обсуждение

При выборе температуры для измерения дыхания мы руководствовались теми же принципами, что и исследователи, проводящие подобные опыты в других климатических зонах (Чатладзе, 1984; Иванова и др., 1985). В таблице приведены данные, характеризующие температурный режим в периоды измерения дыхания. Поскольку определение дыхательной способности проводили в дневное время, когда температура воздуха была значительно выше среднесуточной, мы выбрали для определения дыхательной способности температуру 23 °С.

Температура воздуха (°C) на пробных площадях

Дата	1985 г.			1986 г.		
	средне-суточная	максимальная	минимальная	средне-суточная	максимальная	минимальная
Май						
20—22	11.6	22.2	4.3	10.4	17.5	5.5
23—25	13.2	23.7	6.7	12.4	25.0	6.0
26—28	10.4	18.7	4.2	13.1	27.0	5.0
29—31	10.1	17.4	4.3	12.7	26.0	7.1
Июль						
15—17	18.8	27.8	15.5	16.0	19.2	13.0
18—20	17.9	20.4	15.0	19.7	26.2	16.0
21—23	19.9	24.0	17.0	17.3	21.0	15.0
24—26	19.1	24.2	12.0	15.4	18.8	12.0
Август						
1—3	21.5	29.0	16.2	21.7	25.9	19.9
4—6	20.9	26.0	18.1	19.6	23.8	15.2
7—9	22.3	27.9	19.8	19.9	23.0	16.0
10—12	20.6	27.7	17.6	21.5	25.8	18.0
Сентябрь						
10—12	14.9	22.5	10.0	15.9	24.0	9.0
13—15	14.3	22.0	8.5	15.8	23.1	10.5
16—18	13.5	20.2	8.0	14.3	20.9	7.5
19—21	10.9	17.5	4.0	14.1	19.5	9.8

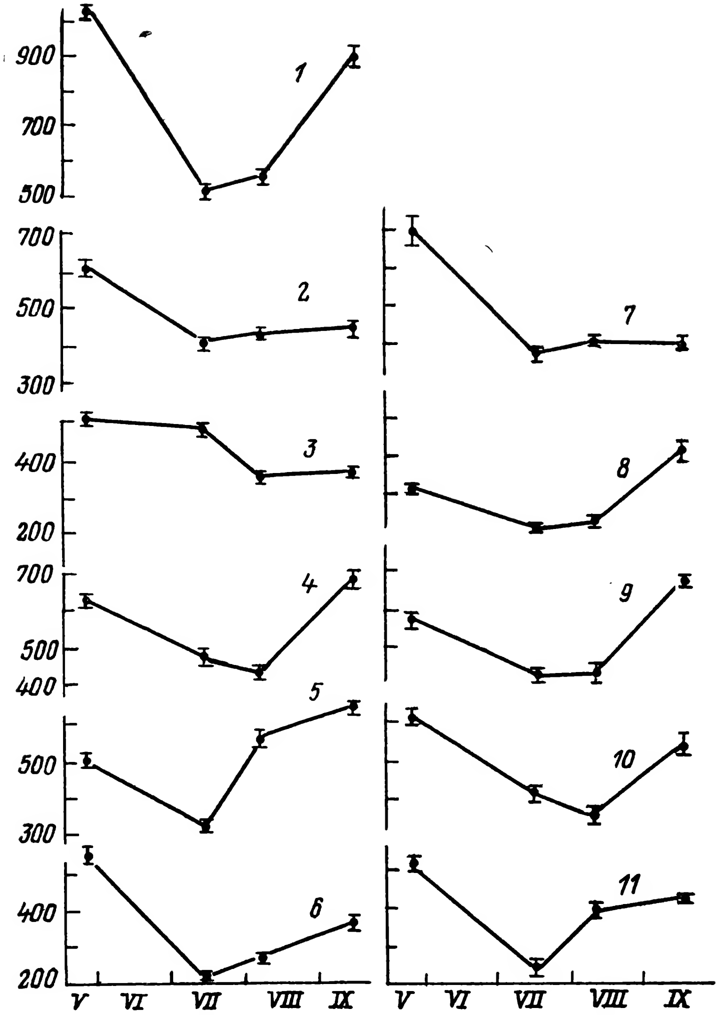
Сезонные ходы дыхания исследованных видов представлены на рисунке. Дыхательная способность исследованных видов дальневосточной дендрофлоры колеблется в пределах от 206.4 до 1009.8 мкл $O_2\cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$. Несмотря на то что исследованные виды обитают в сходных экологических условиях, по интенсивности дыхания они значительно различаются. Наиболее высокую дыхательную способность имеют *Populus davidiana*, *Vitis amurensis* и *Aralia elata*. Существенные различия в дыхании у разных видов отмечены и для других климатических зон и жизненных форм растений (Семихатова, 1962; Иванова, Васьковский, 1976; Чатладзе, 1984).

Как известно, сезонный ход дыхания растений в разных регионах имеет свои особенности. Так, по данным Т. И. Ивановой с соавторами (1985), для большинства исследованных арктических растений в естественном местообитании он имеет весенний и осенний максимумы. О. А. Семихатова (1962) наблюдала у одних растений на Памире осенний подъем дыхания, у других, как и у равнинных, осенью дыхание падало.

У растений юга Приморского края дыхание имеет высокие показатели в мае и сентябре и почти у всех видов самые низкие — в середине вегетации (вторая половина июля—начало августа, см. рисунок).

У большинства растений весной дыхание более интенсивно, чем во все другие периоды вегетации. Иванова с соавторами (1985) объясняет это в основном ростовыми процессами. Однако в крайне суровых климатических условиях определенную роль в повышении дыхания играют факторы внешней среды. Так, у памирских растений в большинстве случаев наблюдали более интенсивное дыхание после заморозков или после периода со сравнительно высокой температурой и иссушающими ветрами (Семихатова, 1962). Здесь активацию дыхания связывают с развитием репараторных процессов.

Весенний максимум дыхания дальневосточных растений объясняется, скорее всего, активным ростом, идущим в это время, поскольку в данный период в южном Приморье нет резких смен температур и не бывает заморозков (см. таблицу). Активный рост обеспечивается интенсивным использованием продуктов фотосинтеза. За счет дыхания поставляется в основном энергия, необхо-



Сезонные изменения дыхания листьев древесных растений.

1 — *Populus davidiana*, *2* — *Tilia amurensis*, *3* — *Vitis amurensis*, *4* — *Betula mandshurica*, *5* — *Juglans mandshurica*, *6* — *Aralia elata*, *7* — *Fraxinus rhynchophylla*, *8* — *Acer tegmentosum*, *9* — *Malus mandshurica*, *10* — *Populus koreana*, *11* — *Corylus mandshurica*. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — интенсивность дыхания, мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$.

димая для превращения в биомассу образованных в процессе фотосинтеза ассимилятов, в том числе и отложенных в запасающих тканях, а также энергия для процессов, связанных с поддержанием уже существующих структур.

Дыхание листьев исследованных видов древесных растений в середине лета падает. При этом климатические факторы, по-видимому, не могут играть определяющую роль, так как в районе исследований данный период (вторая половина июля—начало августа) характеризуется относительно высокими температурами и высокой влажностью воздуха и почвы, что не должно способствовать падению дыхательной способности. Снижение интенсивности дыхания, вероятно, также определяется эндогенными факторами, в частности затуханием ростовых процессов. Так, И. П. Петухова (1981) указывает на резкое падение прироста в этот период у ореха маньчжурского, кленов, лещин. Снижение темпов прироста отмечено не только у лиственных, но и у хвойных (Ворошилов, Козин, 1973) и даже у травянистых видов (Комарова, 1978).

Обращает на себя внимание повышенный уровень дыхания в сентябре, который характерен почти для всех исследованных растений. Повышение дыхательной способности осенью отмечала Семихатова (1962) у высокогорных растений в период, когда усиливаются ночные заморозки. Она считает, что этот характерный для высокогорий подъем дыхания наблюдается у всех растений, заканчивающих вегетацию в условиях перепада температур. В то же время у растений, заканчивающих вегетацию до наступления значительного похолодания, так же как и у равнинных растений, в период усиления заморозков дыхание уже понижено. Объяснить осеннее повышение дыхательной способности дальневосточных растений влиянием температуры невозможно, поскольку погодные условия южного Приморья в этот период весьма благоприятны — заморозков нет, среднесуточные температуры в середине сентября находятся на уровне 15 °С. О. Scre и F. Wilgolaski (1975) связывают осенний подъем дыхания со старением листьев. На юге Приморья все листопадные виды в этот период имеют зеленые листья без визуальных признаков старения. Однако несомненно, что в связи с подготовкой к зиме происходят внутренние физиологические перестройки, требующие затрат энергии.

Поскольку зимние условия прибрежных районов Приморья являются для растений крайне неблагоприятными, подготовка растений к суровым зимним условиям должна быть направлена на обеспечение высокой устойчивости. Последняя требует активных процессов перестройки организма, включающих вызревание древесины, суберенизацию покровов, заложение покоящихся почек, структурные и биохимические изменения протоплазмы и накопление в клетках запасных веществ (Барская, 1967). Все это связано с повышенными затратами энергии. По данным А. Ф. Климаченко (1973), одним из условий высокой устойчивости древесных растений являются непродолжительный рост, высокая интенсивность процессов перестройки и продолжительный период вызревания побегов. Дальневосточные древесные растения в большинстве своем характеризуются продолжительным периодом вызревания побегов: с середины—конца июля до начала листопада в конце октября. Исходя из этого можно предположить, что осенний подъем дыхания связан с подготовкой к зиме.

Из эндогенных факторов на величину дыхательной способности в конце августа—первой половине сентября могут оказать влияние сезонные изменения фотосинтеза (см.: Горышина, 1975). Исследуя сезонные ритмы интенсивности фотосинтеза представителей рода *Juglans*, *Acer* и других, Петухова (1981) показала, что максимальные его значения в южном Приморье приходятся на конец августа—начало сентября.

По нашим данным, у *J. mandshurica* в этот период резко возрастает дыхание (см. рисунок). Активация фотосинтеза объясняется особенностями муссонного климата: тайфуны с их ветрами и ливневыми дождями в конце августа сменяются ясной, достаточно теплой погодой со значительным усилением солнечной радиации. В этот период активируется фотосинтез не только листьев, но и однолетних побегов, в коре которых увеличивается количество зеленых пигментов (Петухова, 1981). За счет усиления интенсивности фотосинтеза образуется дополнительное увеличение фонда ассимилятов, которые используются не только на процессы, связанные с подготовкой к зиме, но иногда и на возобновление ростовых процессов. На возможность одновременного протекания ростовых процессов и процессов, связанных с вызреванием побегов, указывает Климаченко (1973). У исследуемых нами *Acer tegmentosum*, *Juglans mandshurica*, *Corylus mandshurica* в период осеннего максимума дыхательной способности листьев наблюдалось вторичное побегообразование, у *Malus mandshurica* — вторичное цветение. Вторичный прирост отмечен также у *Armeniaca mandshurica*, *Physocarpus riberifolia*, *Acer pseudosieboldianum* и других, вторичное цветение — у *Rhododendron dauricum*, *Abelia coreana* и других. Часть ассимилятов, по-видимому, используется на вторичный прирост корневой системы. При исследовании нами оттока ^{14}C-ассимилятов из листа у сеянцев *Betula mandshurica* обнаружено усиление базипетального транспорта в корневую систему. Данных о трансформации ^{14}C-ассимилятов в корневой системе *B. mandshurica* нет, однако по аналогии с другими видами можно предположить, что определенная доля ассимилятов используется на ростовые процессы. Исследуя сезонные ритмы роста многолетних травянистых растений юга Приморья, Т. А. Комарова (1978) обнаружила осенью второй максимум прироста корней, причем у разных видов он не совпадал по срокам: у одних наблюдался в сентябре, у других — в октябре. Исходя из вышесказанного можно считать, что осенний подъем дыхания также связан с ростовыми процессами. Отсутствие подъема дыхания у *Tilia amurensis*, *Vitis amurensis*, *Fraxinus rhynchophylla* в тот же период, по-видимому, можно объяснить различной чувствительностью видов к изменению климатических факторов и видовой специфичностью сезонной динамики роста и развития.

ЛИТЕРАТУРА

Альтергот В. Ф., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как показатель сезонной метаболической активности древесных растений в Западной Сибири. — Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 6, с. 1156—1163. — *Антоненко Н. Г.* Процессы газообмена у растений рода *Acer* в связи с интродукцией их в южное Приморье. — В кн.: Экологическая физиология зимостойкости древесных растений на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 81—90. — *Антоненко Н. Г.* Об использовании дыхательной способности растений для оценки успешности интродукции в южное Приморье. — В кн.: Эколого-физиологические особенности древесных пород на Дальнем Востоке в связи с перезимовкой. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 66—76. — *Барская Е. И.* Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений. М.: Наука, 1967. 224 с. — *Ворошилов В. П., Козин Е. К.* Рост хвойного подроста в высоту за вегетационный период. — В кн.: Физиология и экология древесных растений Приморья. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1973, т. 16 (119), с. 91—96. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с. — *Иванова Т. И., Васьковский М. Д.* Дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 243—252. — *Иванова Т. И., Васьковский М. Д., Владимиров В. К.* Сезонные изменения дыхания травянистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1675—1682. — *Климаченко А. Ф.* Типы роста и приспособления растений к условиям существования. — В кн.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1973, с. 60—66. — *Комарова Т. А.* Сезонное развитие надземных и подземных органов травянистых растений на гари кедрово-широколиственного леса. — В кн.: Биоценотические исследования на верхнеуссурийском стационаре. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 59—72. — *Петухова И. П.* Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. М.: Наука, 1981. 124 с. — *Семихатова О. А.* О природе большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 636—644. — *Семихатова О. А.* Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 8, с. 1069—1084. — *Семихатова О. А., Чулановская М. В.* Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. М.; Л.: Наука, 1965. 166 с. — *Сергеева К. А.* Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М.: Наука, 1971. 174 с. — *Сочава В. Б.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 2. М.; Л.: АН СССР, 1946, с. 283—302. — *Чатладзе Н. И.* Дыхательная способность некоторых растений Центрального Кавказа. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1352—1354. — *Skre O., Wielgolaski F. E.* CO_2-exchange studies on single species of Norwegian alpine plants during the 1974 season. — In: Methods and results sections PT-UM/Ed. R. Vik. Oslo, 1975, p. 297—305.

Ботанический сад ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 V 1987.

УДК 581.132 Бот. журн., т. 73, № 7

Н. П. Шувалова

О РАЗЛИЧИИ В СКОРОСТИ CO_2-ГАЗООБМЕНА ЛИСТЬЕВ У *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) НА КОРОТКОМ ДНЕ И ПРИ НЕПРЕРЫВНОМ ОСВЕЩЕНИИ

N. P. SHUVALOVA. ON THE DIFFERENCE IN THE RATE OF CO_2-GAS EXCHANGE IN LEAVES OF *DERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) UNDER SHORT DAY CONDITIONS AND CONTINUOUS ILLUMINATION

У молодых листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) CO_2-газообмен не зависит от изменения фотопериодических условий и одинаков на коротком 8-часовом дне (КД) и при непрерывном освещении (НО). У закончивших рост листьев скорость газообмена на КД выше, чем при НО, что обусловлено ее более быстрым падением в условиях НО.

Работ по исследованию влияния актиноритмических условий на фотосинтез и дыхание растений проведено достаточно много. Объясняется это тем, что длина дня является одним из важнейших факторов воздействия на развитие растений и, как известно, может или способствовать переходу к репродукции, или тормозить его. Исследователей же всегда интересовал вопрос о том, какие изменения происходят при этом в растении и каковы отличия (структурные, биохимические, физиологические) вегетирующих растений от растений, перешедших к цветению.

Теперь известно, что при переходе к цветению в растениях происходят существенные изменения в метаболизме (Аксенова и др., 1973; Pryke, Bernier, 1978), вплоть до смены основного пути углерода (Brulfert et al., 1983; Auderset et al., 1985). Меняется при этом и интенсивность фотосинтеза и дыхания.

Измерениями, проведенными у целого ряда растений в течение онтогенеза, установлено, что интенсивность фотосинтеза и дыхания в периоды бутонизации, цветения (колошения), появления плодов и семян возрастает (Катунский, 1939; Горбунова, 1956; Fraser, Bidwell, 1974, и др.).

Не так определенна картина для более раннего, нежели бутонизация, периода онтогенеза растений — периода актиноритмической индукции, во время которой происходит «переключение» от роста к репродукции. В большинстве работ показано, что у короткодневных растений на индуктивном актиноритме (на коротком дне) интенсивность фотосинтеза и дыхания выше, чем на неиндуктивном (Катунский, 1939; Жданова, 1951; Elliott, Leopold, 1952; Цыбулько, 1972; Одуманова-Дунаева, 1983, и др.). Однако в ряде случаев для короткодневных растений превышение газообмена на коротком дне (КД) не обнаружено (Катунский, 1939; Рихтер и др., 1945; Цыбулько, Ястребов, 1970).

Неопределенность, а порой и противоречивость результатов обусловлены прежде всего теми экспериментальными трудностями, какие возникают при использовании приема фотопериодической индукции, когда опытные растения, переставляемые с неиндуктивного на индуктивный фотопериод, оказываются в иных, чем контрольные растения, световых условиях. Еще одна причина может быть связана с тем, что часто в измерениях используются листья, точная фаза онтогенеза которых не определена, а интенсивность CO_2-газообмена, как известно, в ходе онтогенеза листа меняется (Мокроносов, 1981).

Целью настоящей работы было выяснить, для любого ли возраста листа CO_2-газообмен у короткодневного растения *Perilla ocymoides* на индуктивном фотопериоде (коротком дне) выше, чем на неиндуктивном (непрерывном свете).

Объект исследования и методика

Объектом исследования служило короткодневное растение *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*), которое в условиях непрерывного освещения (НО) и длинного дня (ДД) (если ночь короче восьми с половиной часов) так и не переходит к цветению.

Растения выращивали под люминесцентными лампами ЛБ-40 при освещенности (8—9)·10^3 лк. В течение 40 дн их выращивали при НО. Затем на 41-й день из общего числа растений (более 100) были отобраны 20, имеющие одинаковое число ярусов листьев и близкие показатели по высоте растений и размерам 1-ярусных листьев. Из них 10 растений были перенесены на КД (8 ч), а другие 10 (контроль) оставлены на НО.

С первых дней перестановки и до конца опыта у растений обоих вариантов систематически измеряли длину листьев всех ярусов и CO_2-газообмен. Проводили фенологические наблюдения.

CO_2-газообмен измеряли с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-5501 в закрытой системе на неотделенных листьях, помещаемых в термостатируемую (22 °C) измерительную камеру-прищепку. Интенсивность света в измерениях была насыщающей фотосинтез (порядка 250 Вт·$м^{-2}$).

Рабочий объем системы 385 ± 6.1 мл (± 1.5 %). Изменения чувствительности газоанализатора за время проведения эксперимента составили 6%. С учетом всех возможных погрешностей средняя суммарная ошибка в измерениях CO_2-газообмена была равна ± 13 %. При сравнении значения газообмена считались неравными друг другу, если они различались на величину, превышающую двойную суммарную ошибку (т. е. более 26 %).

Измерения фотосинтеза, проведенные в течение одного дня у нескольких растений с одного режима выращивания, показали, что разброс значений газообмена для листьев одного и того же яруса не выходит за рамки рассчитанной ошибки.

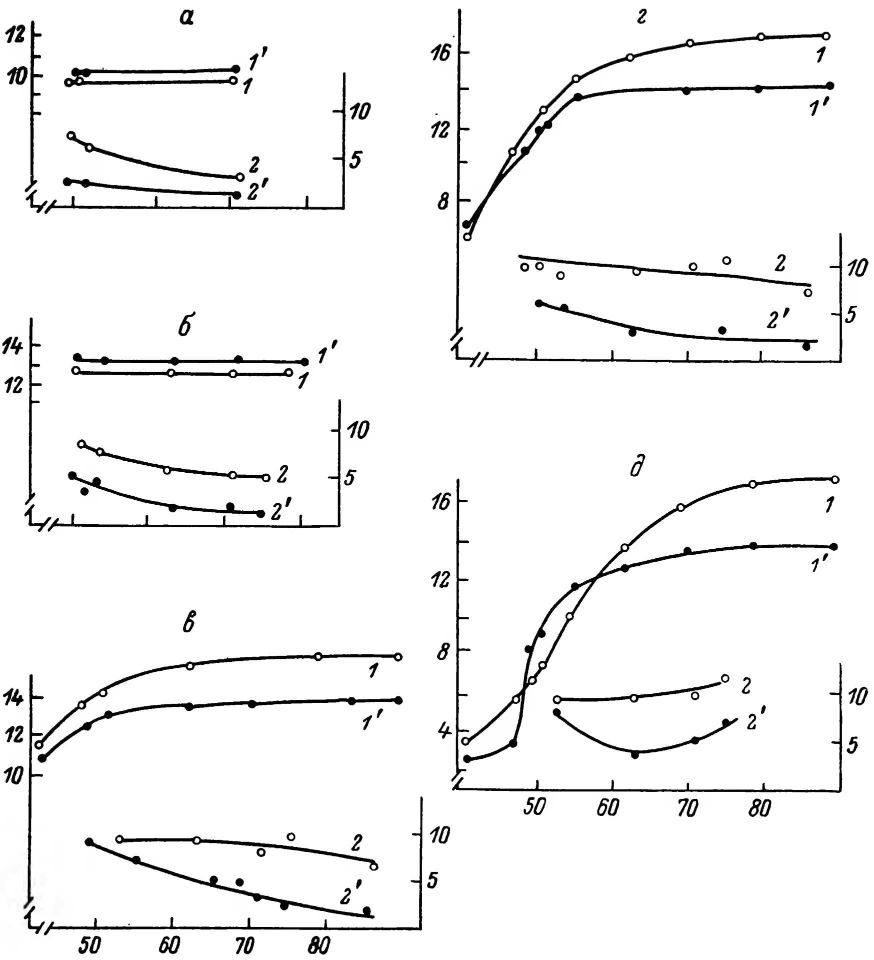
Результаты и их обсуждение

Четкое превышение CO_2-газообмена у растений *P. ocymoides*, переставленных с НО на КД, обнаружено только для листьев, закончивших рост. Так, для листьев 2-го и 3-го ярусов, которые к началу газометрических измерений (49—50-й день) уже закончили свой рост, скорости CO_2-газообмена на КД были значительно выше, чем при НО (см. рисунок, *а*, *б*). То же имело место и по окончании роста листьев 4—6-го ярусов (см. рисунок, *в*—*д*). Благодаря многократным измерениям CO_2-газообмена у одних и тех же листьев в течение длительного времени удалось показать, что бóльшая скорость его у зрелых листьев на КД обусловлена не увеличением интенсивности фотосинтеза в условиях КД, а более быстрым падением ее у контрольных растений, находящихся в условиях НО. Падение скорости фотосинтеза при НО начиналось по окончании роста листьев, что соответствует выходу кривых роста на плато (см. рисунок, *в*—*д*). В условиях НО наблюдалось также более быстрое пожелтение и опадание листьев, начиная с нижних ярусов.

На коротком дне резкого падения скорости фотосинтеза у закончивших рост листьев не происходило, и видимый CO_2-газообмен даже у листьев низших ярусов долгое время оставался на достаточно высоком уровне (см. рисунок, *а*, *б*). На КД листья сохраняли способность к поглощению CO_2 и оставались зелеными практически до конца вегетации — до созревания семян.

Для молодых листьев разница в скорости CO_2-газообмена у растений с НО и КД оказалась недостоверной. Так, для листьев 4-го и 6-го ярусов, еще активно растущих на 49—52-й дни вегетации, скорости CO_2-газообмена у растений с НО и КД были близкими по величине (см. рисунок, *в*, *д*). Такая же картина получена и для листьев 7—9-го ярусов: разница в скоростях фотосинтеза у контрольных (с НО) и опытных (с КД) растений составляла от —8.5 до +17 %, т. е. была в пределах ошибок измерений.

Таким образом, даже в столь разных актиноритмических условиях, как 8-часовой день и непрерывное освещение, фотосинтетическая активность молодых листьев была практически одинаковой, т. е. молодые листья оказались



Интенсивность CO_2-газообмена и длина листьев в онтогенезе *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) на 8-часовом дне (*1*, *2*) и непрерывном освещении (*1′*, *2′*).

На оси абсцисс — время после прорастания семян, сут. На оси ординат: слева — длина листьев, см (*1*, *1′*); справа — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ (*2*, *2′*). *а—д* — соответственно 2—6-й ярусы листьев (снизу).

малочувствительными к изменениям длины дня. Напротив, фотосинтез листьев, закончивших свой рост, был всегда выше на коротком дне.

Эти результаты могут быть объяснены на основании анализа взаимосвязи CO_2-газообмена с другими физиологическими процессами жизнедеятельности растений. Характер такой взаимосвязи меняется в онтогенезе отдельного листа. В молодом, растущем листе продукты фотосинтеза тратятся прежде всего на рост и формирование самого листа. Пока лист не достигнет 30 % своей конечной площади, он практически не является донором ассимилятов и, даже достигнув 50—60 % максимальной площади, все еще имеет низкий уровень экспортировки веществ (Мокроносов, 1981; Garner et al., 1985). Поэтому фотосинтез молодого листа мало зависит от «запросов» растения на ассимиляты, от внешних условий (в частности, от длины дня), влияющих на развитие растений и, следовательно, на величину самих запросов.

Скорость фотосинтеза зрелого листа, активно экспортирующего продукты в другие органы растения, оказывается тесно связанной с процессами оттока из него веществ и зависимой от потребностей растения в ассимилятах, от функционирования всех звеньев в цепи процессов, осуществляющих донорно-акцепторные связи между фотосинтезом и аттрагирующими центрами растения. Это и показали наши измерения.

Чем же вызвано снижение CO_2-газообмена в условиях НО?

Во-первых, в условиях НО хлоропласты *P. ocymoides* оказываются буквально забитыми крахмальными зернами (Кашина и др., 1981). При нормальной деятельности хлоропласта, когда идет чередование дня и ночи, накопленный за день крахмал подвергается ночью гидролизу и в виде триозофосфатов выходит из хлоропласта в цитоплазму. В условиях же НО мобилизации крахмала не происходит благодаря, с одной стороны, активности по свету фермента фруктозодифосфатазы (Latzko, Gibbs, 1969), способствующего протеканию именно тех реакций, в результате которых происходит биосинтез крахмала, с другой — ингибированию светом гликолитических ферментов (Hirt et al., 1971; Заленский и др., 1981). А накопление в хлоропластах фотосинтетического продукта, каким является крахмал, приводит, как известно, к подавлению их фотосинтетической функции (Чиков и др., 1982).

Снижению CO_2-газообмена в условиях НО у зрелых, закончивших рост листьев способствует и слабый отток из них веществ. В зрелых листьях, у которых собственные потребности в ассимилятах сведены к минимуму, фотосинтетическая деятельность хлоропластов, как известно, тесным образом связана с оттоком веществ из листа и с дальним транспортом. В. С. Цыбулько (1962) показал, что скорость оттока из листьев *P. ocymoides* ночью выше, чем днем. По его данным, суточный отток на 16-часовом дне (ДД) в 2 раза меньше, чем на коротком (8 ч) дне. При этом в условиях ДД дневной отток более чем в 30 раз меньше ночного. Из приведенных данных следует, что у *P. ocymoides* в условиях 16-часового дня продукты фотосинтеза оттекают из листа в дневное время очень слабо. Очевидно, при НО отток еще меньше.

Наконец, вегетативное состояние *P. ocymoides* в условиях НО, когда в растении нет таких мощных аттрагирующих центров, как генеративные органы, также не способствует высокой фотосинтетической активности зрелых листьев.

Таким образом, все происходящие в растении в условиях НО события — накопление крахмала внутри хлоропласта, слабый отток веществ из листа, само вегетативное состояние — приводят к тому, что CO_2-газообмен у закончивших рост листьев, для которых расход веществ на самих себя минимален, быстро падает.

Более быстрый спад фотосинтеза у *P. ocymoides* при НО по сравнению с КД наблюдали F. Blondon и M. Allot-Deronne (1984). Снижение фотосинтеза у *P. ocymoides* на длинном дне сразу после окончания роста листьев растяжением отмечал K. Hardwick с соавторами (1968). Так же как и Bunning (1956), они считали, что ДД способствует более быстрому старению листьев. Ими было показано, что на ДД хлоропласты *P. ocymoides* разбухали и становились дезорганизованными. Рыхлогранулярную структуру хлоропластов у *P. ocymoides* в условиях ДД отмечали также Е. Я. Ермолаева и Н. А. Козлова (1970).

На КД хлоропласты закончивших рост листьев *P. ocymoides* имеют плотногранулярную структуру, характерную для их морфологической зрелости (Ермолаева, Козлова, 1970), в них не происходит чрезмерного, как при НО, накопления крахмала (Кашина и др., 1981). В соответствии с этими данными в наших опытах фотосинтез зрелых листьев в условиях КД не обнаруживал резкого падения и долгое время сохранялся на достаточно высоком уровне. На КД листья проявляли фотосинтетическую активность вплоть до созревания семян. Таким образом, в условиях короткого дня, благоприятного для развития и нормального протекания всего жизненного цикла *P. ocymoides*, закончившие рост листья проявляли более высокую фотосинтетическую активность и сохраняли ее значительно дольше, чем в неблагоприятных условиях непрерывного освещения.

ЛИТЕРАТУРА

Аксёнова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М.: Наука, 1973. 295 с. — *Горбунова Г. С.* Изменение фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1956, сер. 4, вып. 2, с. 165—207. — *Ермолаева Е. Я., Козлова Н. А.* О роли листьев при переходе растений к цветению. — В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, 1970, с. 148—154. — *Жданова Л. П.* Влияние длины дня на интенсивность дыхания растений. — Тр. Ин-та физиолог. раст. им. Тимирязева, 1951, т. 7, вып. 2, с. 304—315. — *Заленский О. В., Зубкова Е. К., Мамушина Н. С., Филиппова Л. А.* Взаимоотношения фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. Метаболизм экзогенных субстратов дыхания в клетках хлореллы на свету и в темноте. — Физиология растений, 1981, т. 28, вып. 5, с. 940—947. — *Катунский В. М.* Об изменении фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой углекислотного удобрения. — Изв. АН СССР, 1939, № 1, с. 85—102. — *Кашина Т. К., Данилова М. Ф., Мошков Б. С.* Ультраструктура хлоропластов листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) и фотопериодическая реакция цветения. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1685—1694. — *Мокроносов А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с. — *Одуманова-Дунаева Г. А.* Динамика фотосинтеза и дыхания надземной части и корневой системы *Perilla ocymoides* (*Labiatae*) во время фотопериодической индукции цветения. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1168—1176. — *Рихтер А. А., Сухоруков К. Т., Остапенко Л. А.* Фотосинтез и развитие растений. — ДАН СССР, 1945, т. 46, № 1, с. 43—44. — *Чиков В. И., Яргунов В. Г., Федосеева Э. З., Чемикосова С. В.* Влияние соотношения между производством и потреблением ассимилятов на функционирование фотосинтетического аппарата растений. — Физиология растений, 1982, т. 29, вып. 6, с. 1141—1146. — *Цыбулько В. С.* Суточные изменения содержания продуктов ассимиляции в листьях длиннодневных и короткодневных культур. — Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 5, с. 567—574. — *Цыбулько В. С.* Особенности дыхания растений в связи с характером их фотопериодической реакции. — Физиология растений, 1972, т. 19, вып. 2, с. 1152—1156. — *Цыбулько В. С., Ястребов Ф. С.* О связи фотосинтеза и дыхания с фотопериодической реакцией у сорго. — Тр. Харьк. с.-х. ин-та, 1970, т. 135, с. 77—83. — *Auderset G., Gahan R. P., Onyia G. O. C., Greppin H.* Increased pentose phosphate pathway activity linked to froral induction in apices of *Spinacia oleracea* during short days. — An. Bot., 1985, vol. 55, N 1, p. 61—64. — *Blondon F., Allot-Deronne M.* Feuille et induction florale. — Compt. Rend. Acad. Agr. Fr., 1984, vol. 70, N 2, p. 236—244. — *Brulfert J., Müller D., Kluge M., Queiroz O.* Photoperiodism and Crassulacean acid metabolism. — Planta, 1982, vol. 154, N 4, p. 326—331. — *Bünning E.* Leaf growth under constant conditions and as influenced by light-dark cycles. — In: The growth of leaves. London, 1956, p. 119—126. — *Elliott B. B., Leopold A. G.* A relationship between photoperiodism and respiration. — Plant Physiol., 1952, vol. 27, N 4, p. 787—793. — *Fraser D. E., Bidwell R. G.* Photosynthesis and photorespiration during the ontogeny of the bean plant. — Can. J. Bot., 1974, vol. 52, N 12, p. 2561—2570. — *Garner F. P., Pearce R. B., Mitchell R. L.* Physiology of crop plants. Iowa State Univ. Press, 1985. 560 p. — *Hardwick K., Wood M., Woolhouse H. W.* Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* (L.) Britt. — New Phytol., 1968, vol. 67, N 1, p. 79—86. — *Hirt G., Tanner W., Kandler O.* Effect of light on the rate of glycolysis in *Scenedesmus obliquus*. — Plant Physiol., 1971, vol. 47, N 6, p. 841—843. — *Latzko E., Gibbs M.* Level of photosynthetic intermediates in isolated spinach chloroplast. — Plant Physiol., 1969, vol. 44, N 3, p. 396—402. — *Pryke J. A., Bernier G.* Acid invertase activity in the apex of *Sinapis alba* during transition to flowering. — An. Bot., 1978, vol. 42, N 3, p. 747—749.

Агрофизический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 18 IV 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.594.2 (597)

Л. В. Аверьянов

ТРИ НОВЫХ ВИДА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV. THREE NEW SPECIES OF THE ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) FROM VIETNAM

В работе приводятся диагнозы трех новых для науки видов с территории Вьетнама.

Podochilus intermedius Aver. sp. nov. — Planta saxatilis. Caulis tenuis, a basi foliosus, 6—12 (14) cm longus. Folia numerosa, disticha, anguste lanceolata, apice acutata, 7—8 mm longa, ca. 1 mm lata. Inflorescentia terminalis, 4—6 flora, ca. 3 mm longa; bracteae cuneiformes, 1—2.5 mm longae; sepala lanceolata, ca. 3.5 mm longa, basi 1.5 mm lata, alba, apice roseola; petala labello excepto lanceolata, apice obtusiuscula, ca. 3 mm longa, 1.5 mm lata, alba; labellum liguliforme, ca. 3 mm longum, 1.5 mm latum, inflexum, parte media in lobos semiorbiculares margine irregulariter denticulatos dilatatum, basi lobis duobus indistincte quadratis praeditum, apice centro incrassatione longitudinali ovali notatum, album; calcar saccatum, inflatum, bifidum; columna ca. 2 mm alta, rostello latissimo; pollinia inaequilonga, 4. Fl. Septembri—Octobri. Fig. 1.

Species nostra organis vegetationis Podochilo microphyllo Lindl. maxime affinis est, sed structura floris Podochilo cultrato Lindl. appropinquat; ab omnibus speciebus congeneribus P. intermedius labello basi bilobo, apice incrassatione valliculiformi longitudinali praedito, calcari bifido inflato et rostello lato differt.

Растение наскальное. Стебель тонкий, от основания олиственный, 6—12 (14) см дл. Листья многочисленные, двурядно расположенные, узколанцетные, на верхушке заостренные, 7—8 мм дл. и около 1 мм шир. Соцветие терминальное, 4—6 цветковое, около 3 мм дл.; прицветники клиновидные, 1—2.5 мм дл; листочки наружного круга околоцветника около 3.5 мм дл. и 1.5 мм шир. в основании, белые, на верхушке розоватые; листочки внутреннего круга околоцветника, кроме губы, ланцетные, на верхушке туповатые, около 3 мм дл. и 1.5 мм шир., белые; губа язычковидная, около 3 мм дл. и 1.5 мм шир., изогнутая, в средней части расширенная в полуокруглые по краю неправильно-мелкозубчатые доли, в основании с двумя неясно квадратными долями, у верхушки по центру с овальным продольным утолщением, белая; шпорец мешковидный, вздутый, двунадрезанный; колонка около 2 мм выс., с очень широким клювиком; поллинии неравные, в числе 4. Цветет в сентябре—октябре. Рис. 1.

По вегетативным органам новый вид очень близок к *Podochilus microphyllus* Lindl., однако по строению цветка приближается к *Podochilus cultratus* Lindl., от всех известных видов рода *P. intermedius* отличается двулопастной в основании губой с валикообразным продольным утолщением на верхушке, широким клювиком и двунадрезанным вздутым шпорцем.

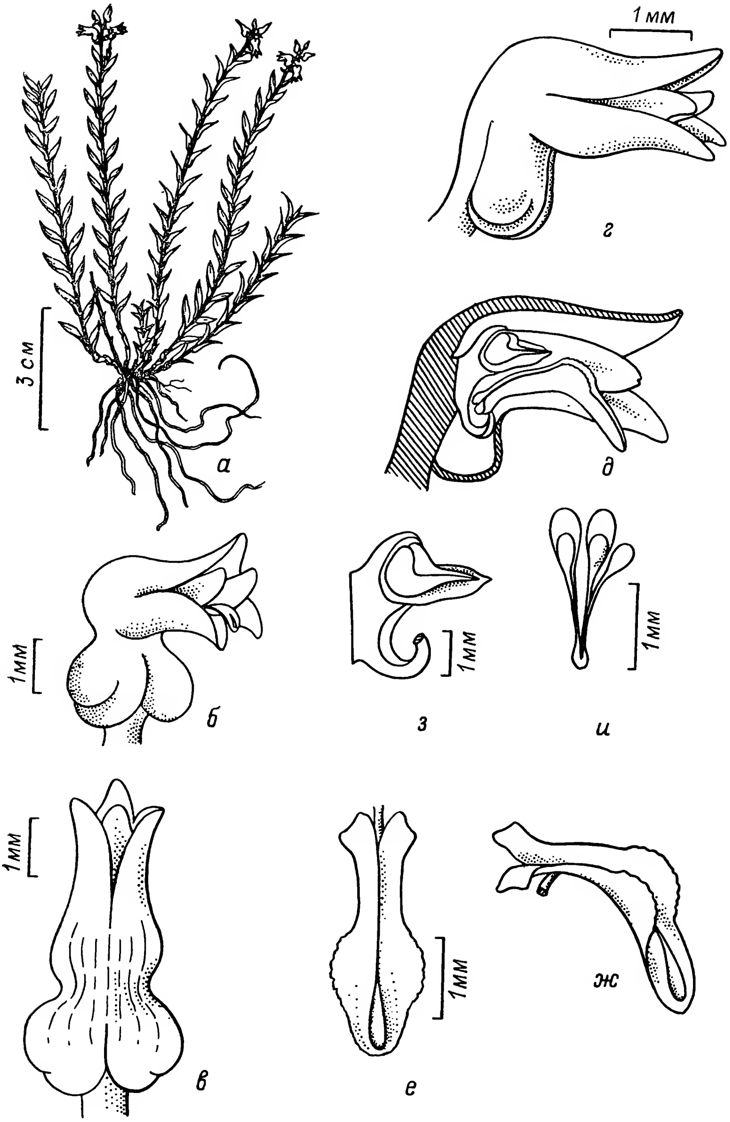


Рис. 1. *Podochilus intermedius*.

а — общий вид растения; *б*—*г* — цветок; *д* — сагиттальный разрез цветка; *е*, *ж* — губа; *з* — колонка; *и* — поллинарии.

Typus: («Vietnam. Prov. Quang Nam-Da Nang. Distr. Giang, Ha Ra. LX-VN. 13.07.1986. Sine N») — LE.

Bulbophyllum amygdalinum Aver. sp. nov. — Planta epiphytica. Rhizoma 2—3 mm crassum; internodia 3—6 cm longa. Pseudobulbi monophylli, cylindrici, 2—5 cm longi, 0.6—1 cm crassi, virides, juveniles squama paleacea involuti. Folia coriacea, breviter petiolata, (1.5) 2—3 cm lata, 4—10 cm longa. Inflorescentia uniflora (rarissime biflora), basi pseudobulborum sita; pedicellus unacum ovario (3) 4—5 cm longus, squamis paleaceis sterilibus 3—5. Flores ca. 3 cm in diam., odore amygdalino; sepala alba vel viridulo-alba, striis 5 sublilacino-purpureis notata, apice acutata, medium ovatum, 13—15 mm longum, ca. 7 mm latum, lateralia marginibus suis ad trientem inter se connata, margine inferiore abrupte

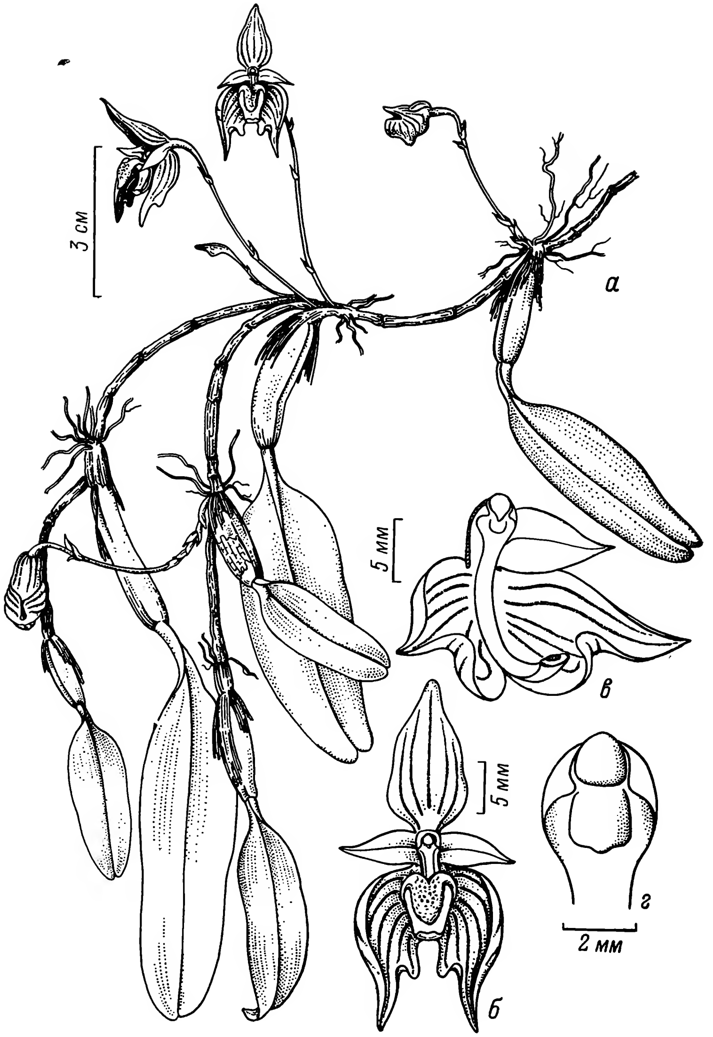


Рис. 2. *Bulbophyllum amygdalinum.*

а — общий вид растения; *б* — цветок; *в* — разрез цветка; *г* — колонка.

undulato-inflexo, 15—17 mm longa, ca. 10 mm lata; petala lateralia cuneiformi-triangularia, apice acutata, alba vel roseola, 8 mm longa, basi ca. 4 mm lata; labellum carnosum, crassum, in parte media latissima abrupte inflexum, pallide-flavum, stria longitudinali sublilacino-purpurea notatum, apice copiose purpureo-aspersum, 12 mm longum, ca. 6 mm latum, basi cum apice columnae pedis longissimi articulatum; columna ca. 2 mm longa, alba, basi in pedem 12—15 mm longum apice dilatatum continuata. Fl. Septembri—Octobri. Fig. 2.

Species sect. *Sestochilos* (Breda) Benth. et Hook. f. pertinet et *B. macroglosso* Ridl. maxime appropinquat, a quo tamen pseudobulbi forma, petalorum lateralium figura necnon labelli structura differt.

Растение эпифитное. Корневище 2—3 мм толщ.; междоузлия 3—6 см дл. Псевдобульбы однолистные, цилиндрические, 2—5 см дл. и 0.6—1 см толщ.,

зеленые, молодые обернуты пленчатой чешуей. Листья кожистые, на коротком черешке, (1.5) 2—3 см шир. и 4—10 см дл. Соцветие одноцветковое (очень редко двуцветковое), в основании псевдобульб расположенное; цветоножка вместе с завязью (3) 4—5 см дл., с 3—5 стерильными пленчатыми чешуями. Цветки около 3 см в диаметре, с запахом горького миндаля; лепестки наружного круга белые или зеленовато-белые с 5 лиловато-пурпурными полосками, на верхушке заостренные, средний лепесток яйцевидный, 13—15 мм дл. и около 7 мм шир., боковые лепестки своими краями от основания на 1/3 между собой сросшиеся, по нижнему краю с резким волнообразным изгибом, 15—17 мм дл. и около 10 мм шир.; боковые лепестки внутреннего круга клиновидно треугольные, на верхушке заостренные, белые или розоватые, 8 мм дл. и около 4 мм шир. в основании; губа мясистая, толстая, резко в средней наиболее широкой части согнутая, бледно-желтая с продольной лиловато-пурпурной полосой, на верхушке с многочисленными пурпурными крапинами, 12 мм дл. и около 6 мм шир., основанием сочленяется с верхушкой очень длинного подножия колонки; колонка около 2 мм дл., белая, в основании продолжена в подножие 12—15 мм дл., на своей верхушке расширяющееся. Цветет в сентябре—октябре. Рис. 2.

Вид относится к sect. *Sestochilos* (Breda) Benth. et Hook. f. и наиболее близок к *B. macroglossum* Ridl., от которого отличается формой псевдобульб, формой боковых лепестков внутреннего круга околоцветника и строением губы.

Typus: («Vietnam. sine loc. LX-VN. 1984. Sine N») — LE.

Peristylus holttumianus Seidenf. ex Aver. sp. nov. — A *Peristylo holttumii* Seidenf., cui maxime affinis est, sepalis petalisque omnibus purpureo-brunneis (nec candidis) distinguitur.

От наиболее близкого вида *Peristylus holttumii* Seidenf. с чисто-белыми цветками новый вид отличается пурпурно-коричневой окраской всех листочков околоцветника.

Typus: («Klang Gang, Dalat, Vietnam 1500 m (Phain-Thuan CRST 120)») — P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XI 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 005 : 582.717 (47+57)

Е. Г. Николин, В. В. Петровский

SAXIFRAGA LYALLII (*SAXIFRAGACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

E. G. NIKOLIN, V. V. PETROVSKY. *SAXIFRAGA LYALLII* (*SAXIFRAGACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Приводится информация о первом на территории СССР местонахождении *Saxifraga lyallii* — вида, ранее отмечавшегося только на северо-западе Северной Америки.

Во время ботанических исследований в центральной части Верхоянского хр. одним из авторов (Е. Г. Николиным) была встречена серия растений рода *Saxifraga*, которая не идентифицировалась ни с одним из известных ныне в СССР видов камнеломки.[1] Тщательное изучение этих растений и сравнение их с имеющимися гербарными коллекциями рода *Saxifraga* из Северной Америки позволили установить, что собранные в Верхоянском хр. экземпляры практически мало отличаются от образцов растений, собранных в разных районах Британской Колумбии и Юкона (Канада) и выделенных в качестве особой разновидности — *S. lyallii* var. *hultenii* (Calder, Savile, 1960), а позднее — в качестве подвида — *S. lyallii* subsp. *hultenii* Calder et Savile (Calder, Taylor, 1965). От изотипа *S. lyallii* subsp. *hultenii*, хранящегося в Гербарии БИНа (LE), верхоянские образцы отличаются более продолговатой пластинкой листа, а также более узкими зубцами по краям листьев и более короткими столбиками плодов. Если учесть весьма широкую вариабельность североамериканских популяций *S. lyallii* в целом и *S. lyallii* subsp. *hultenii* в частности, отличия верхоянских растений не кажутся сколько-нибудь значительными.

Судя по гербарным этикеткам, а также по данным зарубежных исследователей (Hultén, 1945; Calder, Savile, 1960; Gjaerevoll, 1963), растения *S. lyallii* subsp. *hultenii* чаще всего встречаются в верхнем поясе гор по краям водотоков и снежников на высотах 1000—2000 м над ур. м. Эта особенность экологии данного таксона дает возможность объяснить столь значительный разрыв между азиатской и американской частями его ареала. В Верхоянском хребте растения *S. lyallii* subsp. *hultenii* также отмечаются лишь на высотах более 1500 м над ур. м. у холодных водотоков, в сырых замоховелых микродепрессиях с проточным увлажнением. Очевидно, ареал этого таксона в прошлом был более обширен в периоды интенсивных горно-долинных оледенений на северо-востоке Азии и северо-западе Америки. Можно предположить, что нынешнее местонахождение *S. lyallii* в Верхоянском хр. индицирует западные пределы распространения данного вида. Это дает основание прогнозировать нахождение растений *S. lyallii* subsp. *hultenii* в других высокогорных районах Верхояно-Колымской горной страны. Дальнейшие поиски на этой территории дадут возмо кность проверить такой прогноз. Сам факт нахождения *S. lyallii* в Верхоянье — еще один очевидный пример американоазиатских флористических связей, подчеркивающий значение Верхояно-Колымской горной страны в эволюции флоры северо-востока Азии. Вместе с тем эту находку можно рассматривать и как свидетельство того, что возможность обнаружения подобных интересных флористических феноменов в районах Верхоянья еще далеко не исчерпана. По существу во флористическом изучении этой огромной территории сделаны только первые шаги.

---

[1] Приводим текст гербарной этикетки: Якутская АССР, Кобяйский р-н, окр. оз. Илдерней; система р. Яны, в истоках р. Орто-Сала (приток р. Дулгалах). Сев.-зап. склон горы 1651 м., зеленомошный лиственничник, в ложбине ручья. 18.07.1986. Е. Г. Николин.

Следует упомянуть также, что в процессе изучения гербарных коллекций в фондах Гербария БИНа (LE) нами обнаружен изотип *S. lyallii*, по-видимому, совершенно идентичный изотипу, хранящемуся в гербарии Кью (K) (см.: Calder, Savile, 1960 : 415) с печатной этикеткой: Herbarium of the Royal Gardens, Kew. Oregon Boundary Comission. From Fort Colville to Rocky Mountains. Coll. by Dr. Lyall. 1861. и рукописным текстом: Saxifraga Dahurica Pall. Rocky Mts. Lat. 49°N. Alt. 6500 ft.

ЛИТЕРАТУРА

Gjaerevoll O. Botanical investigation in Central Alaska especially in the White Mountains. II. Trondheim, 1963. 115 p. — *Hultén E.* Flora of Alaska and Yukon. Vol. 5. Lund, 1945, p. 799—978. — *Calder J. A., Savile D. B. O.* Studies in *Saxifragaceae*. III. *Saxifraga odontoloma* and *lyallii*, and North American subspecies of *S. punctata*. — Canad. J. Bot., 1960, vol. 38, p. 409—435. — *Calder J. A., Taylor R. L.* New taxa and nomenclatural changes with respect of the flora of the Queen Charlotte Islands. I. — Canad. J. Bot., 1965, vol. 43, p. 1387—1400.

Институт биологии ЯФ СО АН СССР,
Якутск,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 IX 1987.

УДК 577.472 : 581.9+591.9 (470.1)

Бот. журн., т. 73, № 7

Н. В. Вехов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *POTAMOGETON PECTINATUS* И *UTRICULARIA VULGARIS* В АРКТИЧЕСКОЙ ЯКУТИИ

N. V. VEKHOV. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *POTAMOGETON PECTINATUS* AND *UTRICULARIA VULGARIS* IN THE ARCTIC YAKUTIYA

Сообщаются данные о местонахождении собранных автором в июле—августе 1985 г. *Potamogeton pectinatus* (впервые для региона) и *Utricularia vulgaris* (вторая находка) в водоемах приморских материковых (термокарстовые озера близ пос. Тикси) и островных (острова Макар, Ярок и Якорь-Арыта в дельте р. Яны и Янском заливе моря Лаптевых) участков тундр Якутии.

Состав флоры и распространение высших водных растений в тундровых районах Евразии до сих пор слабо изучены; самые общие сведения об их единичных местонахождениях содержатся только в крупных флористических сводках (Караваев, 1958; Арктическая флора СССР, 1960—1971). В связи с этим большой интерес представляют новые данные о распространении высших водных растений в водоемах арктической Якутии.

Мы сообщаем о наиболее интересных находках и распространении двух видов макрофитов—гидатофитов *Utricularia vulgaris* L. и *Potamogeton pectinatus* L. в водоемах приморских материковых и островных участков зональных тундр Якутии. Основой послужили гербарные сборы автора, проведенные с 28 VII по 29 VIII 1985 г. в арктической части Якутии — в окр. пос. Тикси, на островах в авандельтах рек Лены (Куба-Арыта) и Яны (Якорь-Арыта и

Ярок) и Янском заливе (Макар). Гербарные сборы хранятся во Всесоюзном научно-исследовательском институте охраны природы и заповедного дела Госагропрома СССР (Москва), а дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

Potamogeton pectinatus в вегетативном состоянии был обнаружен 1 и 17 VIII в трех термокарстовых озерах в 0.3—0.5 км севернее взлетного поля аэродрома в пос. Тикси, на перешейке Быковского п-ова; цветущие растения собраны 6 VIII в термокарстовых озерах на юге о. Макар, 19 VIII в многочисленных термокарстовых озерах на островах Ярок и Якорь-Арыта и 24 VIII на о. Куба-Арыта. Наши местонахождения *P. pectinatus* — первые сведения о распространении данного вида рдестов в столь высоких широтах, так как ранее этот вид был указан только для Алданского, Центрально-Якутского и Оленекского флористических районов Якутии (Караваев, 1958). В обследованных водоемах *P. pectinatus* произрастает в термокарстовых озерах на плотных песчано-глинистых заиленных грунтах на глубинах 0.3—0.8 м; водная толща в период их вегетации прогревается до 8—13 °С. В этих озерах *P. pectinatus* не образует зарослей, а произрастает одиночными растениями, отстоящими друг от друга на расстоянии 0.3—0.5 м. На островах рдест произрастает и в озерах, расположенных на осушке и выше по ландшафтному профилю на высоте до 1—2 м над ур. м. и заливаемых во время штормов соленой морской водой (соленость в подобных озерах достигает 2 $^0/_{00}$).

Utricularia vulgaris обнаружена только среди зарослей водных мхов, *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Eriophorum* sp., *Hippuris vulgaris* L. в небольших термокарстовых озерах (диаметр до 5—6 м, глубина до 0.5 м) среди влажных торфяников, подстилаемых песчано-глинистыми грунтами, расположенных в 0.3—0.5 км к северу от аэродрома близ пос. Тикси, за взлетным полем, на перешейке Быковского п-ова.

Местонахождения *P. pectinatus* в водоемах арктических тундр Якутии на широте пос. Тикси (71°36′ с. ш.) и севернее — острова в Янском заливе — пока самые северные среди известных для этого вида в Евразии. Находка же *U. vulgaris* — вторая известная для региона и отмечена примерно на 25 км южнее первой (впервые *U. vulgaris* была обнаружена Е. В. Дорогостайской и Б. А. Юрцевым в средней части Быковского п-ова (Караваев, 1958; Арктическая флора СССР, 1960—1971). Важно подчеркнуть, что данные местонахождения этих водных растений приурочены только к долинам рек и дельтовым участкам региона; по нашим наблюдениям, за пределами долинных и дельтовых участков ландшафтов рек Яны и Лены — на плакорах — они не обнаружены. Вероятно, образование подобных участков ареалов *P. pectinatus* и *U. vulgaris* в водоемах арктических тундр Якутии связано исключительно с их расселением по долинам рек Яны и Лены из более южных районов, где они обычны (Караваев, 1958), и дальнейшей акклиматизацией в новых условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 1—6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960—1971. — *Караваев М. Н.* Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 189 с.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госагропрома СССР,
Знаменское-Садки,
Москва.

Получено 9 VI 1987.

УДК 005.576.16 (575.4) Бот. журн., т. 73, № 7

Д. Курбанов

ДВА НОВЫХ ВИДА ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

D. KURBANOV. TWO NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE MIDDLE ASIA FROM NORTH-WEST KOPETDAGH

Сообщается о новых видах для флоры Средней Азии из Северо-Западного Копетдага.

Несмотря на довольно хорошую изученность флоры Северо-Западного Копетдага, западных низкогорий и среднегорий Туркмении, до сих пор здесь нередки интересные флористические находки. Именно отсюда в последние годы были собраны древнесредиземноморские виды *Aizoon hispanicum* L., *Lasiopogon muscoides* (L.) Desf., иранский — *Cousinia albicaulis* Boiss. et Bushe, туранский — *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch., не распространяющиеся на восток далее Копетдага.

Во время работы в составе экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР весной 1987 г. на Малом Балхане и в Кубадаге, расположенном к северо-западу от г. Красноводска, были найдены *Nonea pallens* Petrovič, *Amberboa moschata* (L.) DC.

Nonea pallens Petrovič, 1885, Addit. Fl. Nyss.: 129, 130; Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 336. — Нонея бледная.

В пределах Средней Азии собрана впервые: Туркменская ССР, хр. Малый Балхан, урочище Чалсу, на лессовых склонах в начале ущелья, 19 IV 1987, Курбанов (LE).

Найдено всего несколько экземпляров в ценозах полынно-солянковой растительности. Вид распространен в Юго-Восточной Европе, от Югославии до Южной Украины. У нас, по-видимому, заносное растение.

Ареал южноевропейско-древнесредиземноморский.

Amberboa moschata (L.) DC., 1837, Prodr. 6 : 560; Цвелев, 1963, Фл. СССР, 28 : 325. — Амбербоа мускусная.

Amberboa moschata (L.) DC. встречается в Закавказье, а за пределами СССР — в Малой Азии.

В пределах Средней Азии собрана впервые: Туркменская ССР, Красноводское плато, на южных гипсированных склонах Кубадага, на высоте 330 м над ур. м., 16 IV 1987, Курбанов (LE, ASH).

Таким образом, в Туркменистане обнаружен новый для флоры Средней Азии вид с анатолийско-восточногирканским ареалом.

Местонахождение *Amberboa moschata* (L.) DC. на Кубадаге пока является в Средней Азии единственно известным пунктом, поэтому данный участок должен быть взят под охрану.

Amberboa moschata (L.) DC. — красивоцветущее, изящное растение с желтовато-розовыми цветками, представляет интерес для декоративного цветоводства. Оно с успехом может быть использовано при озеленении парков, скверов, улиц городов и населенных пунктов Западного Туркменистана. Как редкое растение должно быть занесено в Красную книгу ТССР.

В заключение выражаю искреннюю признательность за советы и помощь сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Р. В. Камелину и Н. Н. Цвелеву.

Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 18 I 1988.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (561+552 : 574) :621.385.833.2 (477)

Н. С. Снигиревская, Г. П. Маценко, Т. Г. Шендрик

ПРИМЕНЕНИЕ СКАНИРУЮЩЕГО ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА ПРИ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ НИЖНЕКАРБОНОВЫХ КАМЕННЫХ УГЛЕЙ (НА ПРИМЕРЕ НОВОМОСКОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ, ЗАПАДНЫЙ ДОНБАСС)

N. S. SNIGIREVSKAYA, G. P. MATSENKO, T. G. SHENDRIK.
THE APPLICATION OF SCANNING ELECTRON MICROSCOPY IN PALAEOBOTANICAL STUDY OF THE LOWER CARBONIFEROUS COALS WITH SPECIAL REFERENCE TO THE NOVOMOSKOVSKOYE FIELD, THE WESTERN PART OF DONBASS.

Показана перспективность метода электронной сканирующей микроскопии при палеоботаническом изучении слабометаморфизованных каменных углей нижнего карбона Украины (Новомосковское месторождение). Приводятся краткое описание и изображение мегаспор плауновидных и древесины семенного папоротника *Calamopitys* sp., впервые отмеченного для флоры раннего карбона европейской части СССР.

Методы электронной сканирующей микроскопии, весьма широко вошедшие в практику палеоботанических исследований, постоянно находят все новое применение. Задача настоящей статьи — привлечь палеоботаников, палеопалинологов и углепетрографов к предварительным результатам изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) растений в каменных углях нижнего карбона Украины (Западный Донбасс). Как показано ниже, использование СЭМ наряду с традиционными методами световой микроскопии позволяет более детально и при бóльших увеличениях наблюдать микроскопическое и ультрамикроскопическое строение угля, глубже понять природу, систематическую принадлежность и закономерности распределения в нем ботанических составляющих, в первую очередь мега- и миоспор, спорангиев, проводящих и покровных тканей и других остатков углеобразующих растений, произраставших в условиях торфяных болот на территории Украины в раннем карбоне. Знакомство с составом растительности болот в свою очередь значительно расширяет и углубляет прежние представления о флоре этого периода на территории европейской части СССР.

Угли Новомосковского месторождения (Западный Донбасс), избранные в качестве объекта исследования, представляют резерв сырьевой базы для энергетики и детально изучены геологически в ходе поисковых работ. По степени метаморфизма они относятся к слабометаморфизованным каменным углям класса 06 классификации ГОСТ 25543-82 (Угли. . ., 1982), близким к углям буроугольной стадии. Одной из особенностей углей Новомосковского месторождения является присутствие в составе золы повышенного содержания Na_2O и в водных вытяжках — NaCl, в связи с чем их относят к так называемым соленым углям. В настоящее время определенно связанные между собой вопросы о времени, условиях образования и формах нахождения хлорида натрия в углях

(Пожидаев и др., 1981; Гальчиков, 1984; Иванов, Кривега, 1985) остаются невыясненными. Они могут быть решены лишь на основании комплекса детальных и разносторонних исследований, включающих химические и минералогические исследования органоминеральной части углей, исследования условий образования угольных пластов, начиная от фаций угольных пластов, вмещающих их пород, состава и экологии торфообразующих растений до современного гидрохимического режима угленосных отложений.

Авторами настоящей статьи задумана серия работ по комплексному палеоботаническому и петрографическому изучению «соленых» углей с помощью СЭМ. Первый опыт палеоботанического исследования Новомосковских углей показал, что метод электронно-сканирующей микроскопии, который с середины 60-х годов широко используется в палеоботанике (Снигиревская, 1971), безусловно заслуживает внимания палеоботаников, палеопалинологов, а также углепетрографов, исследующих нижнекарбоновые угли Украины.

Работа выполнена в кабинете электронной сканирующей микроскопии при лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) с помощью японской модели JSM-35c фирмы JEOL.[1]

Каменные угли Новомосковского месторождения плотные, прочные, черного цвета, с буровато-охристым оттенком. Внутренняя структура угля определяется характером растительных остатков и степенью их преобразования. На вертикальных сколах обычно видны тонкие и тончайшие фрагменты блестящего угля (витрена), переслаивающегося со слойками тонкоштриховатого, полублестящего, полуматового и матового угля с постепенными переходами между ними. Монолитность угля периодически нарушается волокнистыми прослоями — фюзеном, по которому уголь легко распадается на плитки по плоскости наслоения.

Петрографическими исследованиями при увеличениях оптической микроскопии установлен своеобразный и в общем характерный для углей нижнего карбона состав. Они имеют повышенное содержание (по сравнению с углями среднего карбона) оболочек мио- и мегаспор (липтинит) и разнообразных по строению крупных фрагментов растительных тканей (фюзинит, семифюзинит), которые составляют примерно в равных частях около половины угля (Кривега, Шараева, 1973), а также более мелкого обломочного растительного материала (микринит, макринит). В световом микроскопе в проходящем свете в основной аморфной массе угля (витринит) нередко распознают остатки стеблевых тканей с заплывшей клеточной структурой. Обрывки спорангиев плауновидных и папоротниковидных, и коровых тканей отмечают обычно в так называемом аттритовитрините, т. е. в участках тонкого переслаивания полос матового и блестящего угля (Бердюкова и др., 1964). При этом редкие полоски бесструктурного витринита с тонкой, плохо сохранившейся кутикулой рассматриваются как срезы листовых пластинок. В целом ботаническая интерпретация материала, исходного для образования нижнекарбоновых углей, до настоящего времени была весьма условной (за исключением спор) в связи с отсутствием методики, позволяющей распознавать природу растительных тканей и определять с достаточной степенью достоверности их систематическую принадлежность.

Изучены образцы керна угольного пласта $c^{в}_{10}$ в Новомосковском месторождении. По данным анализа, уголь имеет зольность $A^{d}=8.5$ %, содержание серы $S_{t}^{daf}=0.9$ %, выход летучих веществ $V^{daf}=41$ %. Элементный анализ угля: $C^{daf}=75.8$, $H^{daf}=5.1$, $N^{daf}=1.0$, $O^{daf}=18.1$ %. Содержание Na_2O в золе составляет 3.5 %. Для исследования отобраны кусочки разных типов: блестящего — витрена, полублестящего тонкоштриховатого и волокнистого — фюзена, с хорошо сохранившейся тканевой структурой. Витрен на вертикальном сколе угля выглядит в СЭМ, как при визуальных наблюдениях, монолитным, с гладкой поверхностью излома и местами со струйчатым или полураковистым рисунком (см. таблицу на вклейке, *1*). На фотографии (при увеличении в 2000 раз) растительные ткани не просматриваются, так как в результате гелификации они утеряли морфологическую определенность.

---

[1] За осуществление этой работы авторы благодарят старшего инженера кабинета Н. В. Ченцову и инженера Л. А. Карцеву.

Вертикальный скол полублестящего угля под микроскопом имеет также монолитное строение, но поверхность его неровная, с угловатыми выступами и хорошо выраженным чередованием более или менее аморфного угля с тонкими прослоями из морфологически сохранившихся остатков растений. На поверхности скола особенно хорошо видны оболочки дисперсных мио- и мегаспор, встречаются также обрывки спорангиев, листьев и других органов углеобразующих растений, расположенные в плоскостях наслоения и часто сгруппированные в скопления. Миоспоры на фотографии (таблица, *2*) обращены трехлучевым тетрадным рубцом вверх, они обозначены стрелками, направленными вниз. Толщина их оболочек всего 0.5—1.5 мкм. Мегаспоры (таблица, *2*) на сколах резко отличаются от миоспор (мегаспора отмечена стрелкой, направленной вверх) значительно более крупными размерами и более толстой (в 2—5 раз) оболочкой. При этом толщина оболочки мегаспор зависит от видовой принадлежности материнского растения, степени зрелости мегаспоры (например, у некоторых карбоновых древовидных плауновидных тем тоньше оболочка функционирующей мегаспоры, чем она старше, и напротив, абортивные мегаспоры остаются более толстостенными) и от того, в каком месте мегаспоры прошел разлом. Как правило, мегаспоры легко извлекаются из угля под лупой, особенно при промывании его водой. Основная масса мегаспор принадлежит произраставшим на торфяном болоте гетероспоровым плауновидным (отдел *Lycopodiophyta*), доминирующей группе углеобразующих растений раннего карбона. Мегаспоры отличаются хорошей сохранностью оболочек, скульптура которых может быть в деталях изучена с помощью СЭМ и использоваться при определении видовой принадлежности спор. Большое содержание мегаспор является одной из характерных особенностей пласта $c^{в}_{10}$.

Среди фюзенизированных растительных тканей нередки остатки плауновидных — древовидных и травянистых, а также семенных папоротников. В древесине и особенно коре плауновидных встречается мицелий и споры грибов. Один из фрагментов фюзена представлен древесиной, состоящей из довольно узких (диаметром в 30—60 мкм) точечных трахеид (таблица, *3*) и паренхимных лучей в 1—2 клетки высотой, одно-трех- (и, по-видимому, много-)рядных. Обломок древесины ствола или корня принадлежит семенному папоротнику *Calamopitys* sp., сборному роду, который был широко представлен в раннем карбоне Западной Европы и Северной Америки. По типу поровости эта древесина могла бы быть спутана с древесиной кордаитовых. Однако, как известно (Новик, 1974), первые достоверные находки отпечатков кордаитовых в Западном Донбассе отмечены начиная со второй половины намюра. Что касается угольного пласта $c^{в}_{10}$, то в стратиграфической схеме Донбасса (Новик, 1974) он находится в зоне I Б, выделенной по отпечаткам растений в пределах свиты C_1^3, датируемой визейским веком, на протяжении которого в условиях исследуемого района семенные папоротники были одной из наиболее представительных групп. Находка *Calamopitys* sp. в составе растительности торфообразующего болота является первой регистрацией пор. *Calamopityales* во флоре раннего карбона Украины и европейской части СССР.

Обращает на себя внимание совершенная форма сохранности проводящих элементов, не потерявших структуры, в том числе и ее ультрамикроскопических особенностей, несмотря на процессы углефикации. На фотографии (таблица, *3*) изображается поверхность трахеиды с одним рядом округлых окаймленных пор с косой щелью. При увеличении в 2000 раз четко видно, что фюзенизированные ткани содержат пустоты (размеры которых зависят от диаметра клеток)) создающие пористость угля.

Проведенное исследование показывает применимость СЭМ для палеоботанического изучения слабометаморфизованных углей, какими являются каменные угли Новомосковского и многих других месторождений. Полученные при этом данные могут использоваться как эталонные при определении растительных тканей в шлифах и аншлифах в ходе петрографических исследований с помощью световой микроскопии. Широкое поле зрения СЭМ позволяет изучать внутреннюю структуру угля и заключенных в нем растительных остатков на любых поверхностях скола и среза, а также последовательные стадии наслоения и преобразования растительных остатков. Большим преимуществом метода является наглядность и выразительность объемных фотографических изображений тканей давно вымерших растений, что значительно дополняет сложившиеся представления о микроскопическом строении древних углей.

Есть все основания предполагать, что внедрение СЭМ в практику углепетрографических, палеопалинологических и палеоботанических исследований нижнекарбоновых углей Украины (не только Донбасса) явится залогом успешного решения проблемы расшифровки состава исходных растительных компонентов, а также их морфологической природы и систематической принадлежности. Это, с одной стороны, обогатит новыми данными генетическую классификацию каменных углей, а с другой — значительно пополнит в целом существующие представления о флоре раннекарбоновых болот европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Бердюкова М. Д., Иносова К. И., Ищенко А. М. и др. Атлас углей нижнего карбона Донецкого бассейна. М.: Наука, 1964. 102 с. — *Гальчиков В. В.* Исследование закономерностей распределения щелочных металлов в углях пласта k_2 северной окраины Донецкого бассейна: Автореф. дис. . . . канд. геол.-минер. наук. Ростов-на-Дону, 1984. 20 с. — *Иванова А. В., Кривега Т. А.* Соленые угли Западного Донбасса. Киев: Наук. думка, 1985. 123 с. — *Кривега Т. А., Шараева Л. Н.* Влияние вещественного состава и метаморфизма на качество углей Западного Донбасса. — ХТТ, 1973, № 5, с. 9—13. — *Новик Е. О.* Закономерности развития каменноугольной флоры юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1974. 138 с. — *Пожидаев С. Д., Грицай Р. А., Иванова А. В.* и др. Методические разработки по изучению соленых углей Западного Донбасса. Киев: Наук. думка, 1981. 54 с. — *Снигиревская Н. С.* Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 549—558. — *Угли* бурые, каменные и антрациты. Классификация по генетическим и технологическим параметрам. ГОСТ 25543-82. М.: Изд-во стандартов, 1982. 19 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт физико-органической химии и углехимии АН УССР,
Донецк.

Получено 23 VII 1987.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

АНДРЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ (1909—1987)

Yu. V. GAMALEI, M. F. DANILOVA, E. A. MIROSLAVOV, E. S. CHAVCHAVADZE, K. I. KOBAK, N. I. LAIRAND.

ANDREY ALEXEYEVICH YATSENKO-KHMELEVSKY (1909—1987)

Советская биологическая наука понесла тяжелую утрату: 13 IX 1987 г. в возрасте 77 лет ушел из жизни Андрей Алексеевич Яценко-Хмелевский, доктор биологических наук, профессор кафедры общей экологии, анатомии и физиологии растений Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова, вице-президент Всесоюзного ботанического общества и Международной ассоциации анатомов древесины, иностранный член Французской академии сельскохозяйственных наук, один из крупнейших отечественных ботаников, ученый с мировым именем, внесший большой вклад в развитие многих направлений ботанической науки — анатомии, физиологии, экологии, эволюции растений, в преподавание этих дисциплин в биологических вузах, в подготовку специалистов высшей квалификации (более 80 кандидатов и 5 докторов наук), ученый-энциклопедист, оставивший огромное научное наследие (около 200 научных работ, несколько монографий).

А. А. Яценко-Хмелевский родился 30 X 1909 г. в г. Елизаветполе (ныне г. Кировабад в АзССР) в семье лесовода. В 1925 г. в Тифлисе он окончил школу и в 1927 г. поступил на сельскохозяйственный факультет Политехнического института им. В. И. Ленина, выделившийся позднее во Всесоюзный институт субтропических культур. Этот институт А. А. закончил в 1931 г. по отделению субтропического плодоводства. Научная работа, которой А. А. посвятил всю свою жизнь, началась в 1928 г., еще в студенческие годы, в физиологической лаборатории Тифлисского ботанического сада под руководством анатома А. С. Тимофеева. Его первые работы в этой лаборатории в области анатомии и физиологии древесины определили главное направление всей последующей разносторонней научной деятельности. Одновременно А. А. начинает заниматься анатомией и физиологией плодов. В 1928—1930 гг. он участвовал в экспедициях Д. И. Сосновского с целью коллекционирования и описания дикорастущих плодовых растений Кавказа.

В 1931 г. А. А. поступает на работу в Закавказский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, где последовательно он занимал должности лаборанта, ассистента, научного сотрудника, старшего научного сотрудника и заведующего лабораторией анатомии и физиологии древесины (с 1934 г.). В том же 1934 г. А. А. был принят в члены Международной ассоциации анатомов древесины по рекомендации проф. С. Дж. Рекорда (Иэльский университет, США). С 1937 г. А. А. переходит в качестве старшего научного сотрудника в отдел анатомии и физиологии Тбилисского ботанического института АН ГССР. В 1938 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Материалы к изучению режима пластических веществ древесины после валки дерева». В предвоенные годы

продолжается его активная научная деятельность в области анатомии и физиологии древесины, появляются работы по грибам-разрушителям древесины, в том числе по так называемым домовым грибам. В годы войны, признанный негодным к несению воинской службы, А. А. отдает все свои силы и знания решению практических задач древесиноведения, связанных с нуждами строительства и эксплуатации оборонных объектов. По инициативе Народного комиссариата ГССР он назначается главным инженером республиканской конторы по борьбе с разрушением древесины. В этой должности он проработал 5 военных лет.

С 1944 г. А. А. переезжает в Ереван, где по рекомендации А. Л. Тахтаджяна становится сотрудником отдела палеоботаники и эволюционной морфологии Ботанического института АН АрмССР. С 1947 г. он возглавляет лабораторию анатомии этого института. В этом же году им закончена и защищена докторская диссертация на тему «Принципы систематики древесины». В 1948 г. ему присвоено ученое звание профессора по специальности анатомия растений. В 1954 г. А. А. переходит на работу в Тбилисский химико-фармацевтический институт, а с 1957 г. становится профессором кафедры фармакогнозии и ботаники Ленинградского химико-фармацевтического института. С 1958 г. А. А. в течение более чем 30 лет руководит кафедрой анатомии и физиологии растений Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова, расширившейся и переименованной позднее в кафедру общей экологии, анатомии и физиологии.

В 1973 г. А. А. был избран иностранным членом Французской академии сельскохозяйственных наук. В 1974 г. утвержден вице-президентом Международного ботанического конгресса и одновременно вице-президентом Всесоюзного ботанического общества. В 1964 г. А. А. избирается председателем Комиссии им. Л. А. Иванова этого общества, координирующей исследования в области анатомии, физиологии и экологии древесных растений; он возглавлял ее до конца своих дней.

Основной областью научных интересов А. А. на протяжении всей его жизни оставалась эволюционная и сравнительная анатомия древесных растений, современных и ископаемых. В этой области им создано несколько фундаментальных трудов, сыгравших значительную роль в развитии филогении и принесших автору мировую известность. Среди них «Принципы систематики древесины» (1947), «Древесины Кавказа» (1954), «Основы и методы анатомического исследования древесины» (1954). Кроме того, А. А. сам работал и был инициатором многих исследований в области патологии, цитологии и физиологии древесины, экологии и физиологии лесных сообществ, в изучении свойств лекарственных растений, в разработке методов микроскопической диагностики, в разных областях прикладной ботаники.

Несколько первых научных работ А. А. посвящены анатомии древесины ведущих древесных растений Кавказа (1934—1937). Затем следует серия работ по режиму пластических веществ в древесине после валки дерева (1937—1939), по поражению древесины грибами и насекомыми и реакции на их проникновение (1939—1940). Следующая серия отражает новое направление научных интересов: анатомическая диагностика древесин из погребений (1940—1941). К годам войны относится несколько руководств по защите древесины от разрушения. Очень плодотворный послевоенный период знаменуется выходом фундаментальных трудов по сравнительной анатомии и эволюции древесин (1946—1957). К этому же периоду относится серия работ по анатомии древесины ряда тропических растений. В 1958—1963 гг. выходят статьи по биологии лекарственных растений и региональные атласы лекарственных растений. С приходом А. А. на кафедру анатомии и физиологии Лесотехнической академии начинается качественно новый этап в его научной биографии. Он становится активным пропагандистом комплексных исследований с привлечением разных уровней организации растений. Благодаря такому подходу А. А. вместе с учениками закладывает фундамент для развития новых перспективных направлений в биологии древесных растений. Под его руководством начаты исследования по световому режиму леса, режиму углекислоты в атмосфере лесных ценозов, по пигментному составу хвои и экологии фотосинтеза лесных растений. Работы учеников А. А. в этих направлениях становятся широко известными в СССР и за рубежом. С первых дней на кафедре А. А. организует работы по культуре тканей древесных растений *in vitro*, результаты этих работ также получают широкое признание. В течение нескольких десятилетий продолжаются традиционные для А. А. исследования в области систематической анатомии древесных тропических видов. С середины 70-х годов на руководимой им кафедре развертывается природоохранная тематика и эти работы, основанные на разработанной им концепции раневых реакций растений на неблагоприятные и техногенные факторы среды, занимают ведущее место в публикациях кафедры конца 70-х и начала 80-х годов.

А. А. отличался широчайшей общебиологической эрудицией, прекрасно знал научную литературу, поддерживал личные связи с многими ведущими специалистами мира. Его лекции были столь яркими, информативными, что собирали огромную аудиторию не только студентов, но и специалистов самых разных профилей. Будучи талантливым педагогом и организатором преподавания, А. А. создает несколько учебников и учебных пособий, среди них «Краткий курс анатомии растений», «Растения-целители», «Практикум по физиологии растений», «Практикум по микробиологии» и др. Перу А. А. принадлежат замечательные очерки по истории отечественной анатомии и физиологии растений, о научной деятельности и жизни выдающихся представителей этих отраслей ботаники.

Многолетняя неутомимая деятельность А. А. на благо отечественной биологической науки отмечена правительственными наградами: орденами «Знак Почета», Трудового Красного Знамени, несколькими медалями. Научные и общественные заслуги А. А., его знания и прекрасные человеческие качества снискали любовь и глубокое уважение к нему со стороны сотрудников и коллег, многочисленных учеников, всех тех, кому А. А. помог найти свою дорогу в науке, с кем ему приходилось общаться по самым разным вопросам развития ботанических исследований в нашей стране. В период, который был нелегким для всей биологии, А. А. смело брал на себя роль предсказателя и разработчика новых направлений и методов исследований и вел за собой молодых, зажигая их своим энтузиазмом, своей преданностью науке.

Светлая память о большом ученом, педагоге, учителе, ярком, жизнерадостном и отзывчивом человеке сохранится в сердцах всех, кому выпало счастье знать Андрея Алексеевича Яценко-Хмелевского и работать с ним.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКОГО

1934. Кристаллоносная паренхима в древесине некоторых кавказских *Rosaceae*. — Тр. Тиф. бот. ин-та, т. 1, с. 291—301.

Строение древесины березы Медведева и березы менгрельской. — В кн.: Реликтовые березы Кавказа, с. 40—42.

1935. О древесине бука. — Соц. хоз-во Закавказья, № 1, с. 169—172.

Борьба с вредителем древесины — домовым грибом. — Соц. хоз-во Закавказья, № 4—5, с. 90—94.

La transformation de l'amidon dans le bois des hêtres abbattus. — Rev. gén. Botanique, vol. 47, p. 552—563. (Совместно с Е. Л. Конюшевской).

1936. Анатомическое строение листа, древесины, коры и плода благородного лавра. — В кн.: Культура благородного лавра в Грузии. Тбилиси, с. 49—61.

Анатомия древесины бука. — В кн.: Бук восточный в промышленности и строительстве. Тбилиси, с. 29—41.

Анатомическое исследование солодки. — В кн.: Солодковый корень АзССР. Тбилиси, с. 9—21.

Бальса (*Ochroma lagopus* Sw.) и проблема ультралегких древесин. — Тр. Тбил. лесотехн. ин-та, т. 2, с. 219—242.

Железное дерево (*Parrotia persica* C. A. M.). — Тр. Бот. ин-та АзФАН СССР, т. 2, с. 219—242. (Совместно с Н. В. Генкиным).

Превращение крахмала в древесине срубленных буковых деревьев. — Тр. Тбил. лесотехн. ин-та, т. 2, с. 125—138. (Совместно с Е. Л. Конюшевской).

Словарь терминов, употребляемых при описании древесины. Тбилиси: Изд-во Бот. ин-та ГССР. 60 с. (Совместно с Л. И. Джапаридзе).

1937. О некоторых особенностях проводящей системы черешка рами *Boehmeria nivea* L. — ДАН СССР, т. 16, № 9, с. 481—483.

Превращение пластических веществ древесины после валки дерева. — ДАН СССР, с. 14, № 1, с. 27—30.

1938. Влияние физиологической сушки древесины бука на режим ее пластических веществ. — ДАН СССР, т. 20, № 4, с. 223—326. (Совместно с Е. Л. Конюшевской).

К вопросу о микрохимии глицеризина. — Тр. Хим. и Бот. ин-тов АзФАН СССР, т. 47, с. 151—156. (Совместно с И. В. Дылевской, Е. Д. Карповой).

К вопросу о задыхании буковой древесины. — ДАН СССР, т. 18, № 3, с. 207—212.

Материалы к изучению режима пластических веществ древесины после валки дерева: Тез. канд. дис. Тбилиси. 4 с.

О некоторых особенностях разрушения древесины бука древоразрушающими грибами. — Тр. Тбил. бот. ин-та, т. 4, с. 99—107.

Строение листа рами (*Boehmeria nivea* L.). — Там же, с. 81—97.

Строение осевых органов солодки (*Glycyrrhiza glabra* L.). — Тр. Хим. и Бот. ин-тов, № 47, с. 79—96. (Совместно с И. В. Дылевской).

Физиологическая сушка древесины бука. — ДАН СССР, т. 20, № 2—3, с. 185—188.

1939. Анатомическое исследование распространения гиф грибов в мертвой древесине кавказской ели (*Picea orientalis* Carr.) — ДАН СССР, т. 22, № 1, с. 45—48.

К методике определения порозности древесины путем простейших измерений под микроскопом. — ДАН СССР, т. 25, № 9, с. 792—795. (Совместно с Н. Н. Брегадзе).

Определитель кавказских представителей рода *Acer* по строению их древесины. Заметки по систематике и географии растений. — Тр. Тбил. бот. ин-та, т. 7, с. 20—26.

Сравнительная стойкость спелой древесины и заболони ели и пихты по отношению к белому домовому грибу (*Poria vailantii* Fr.). — ДАН СССР, т. 24, № 6, с. 626—628. (Совместно с Н. Н. Брегадзе).

Стандартизация терминов размеров, употребляемых при описании древесины. — Тр. Бот. ин-та АН ГССР, т. 7, с. 109—114.

Строение древесины как систематический признак. — Природа, № 10, с. 42—44.

1940. Древесные угли из археологических раскопов в Дабла-Гоми (Зап. Грузия). — Сообщ. ГФАН СССР, т. 1, № 5, с. 353—360. (Совместно с Г. В. Канделаки).

Инструкция по борьбе с разрушением древесины. Тбилиси: Изд-во Техника да Шрома. 64 с.

Материалы к анализу механизма стойкости древесины по отношению к древоразрушающим грибам. — В кн.: Тез. докл. Совещ. по физиол. раст. М.: Изд-во АН СССР, с. 238—239. (Совместно с Л. В. Василевской).

Нахождение тополя в погребении бронзового века в Азербайджане. — Сообщ. ГФАН СССР, т. 1, № 2, с. 137—141.

Реакция клеток срубленной древесины бука на распространение в ней гриба. — ДАН СССР, т. 26, № 7, с. 717—720. (Совместно с Л. М. Василевской).

1941. Древесная растительность города Ганджи в эпоху Низами Ганджеви (XII в. н. э.). — Сообщ. АН ГССР, т. 2, № 8, с. 733—740. (Совместно с Г. В. Канделаки, Я. И. Гуммелем).

Древесные угли из раскопок Бешташенской циклопической крепости (Цалка). — Сообщ. АН ГССР, т. 2, № 5, с. 441—448. (Совместно с Г. В. Канделаки).

Растительные остатки из гробницы питиахша Аспаврука в Армении. — Изв. ин-та языка, истории и материальной культуры им. академика Н. Я. Марра, т. 10, с. 153—157. (Совместно с Г. В. Канделаки).

Эльдарская сосна в окрестностях города Ганджи в XII веке н. э. — Сообщ. АН ГССР, т. 2, № 6, с. 543—550. (Совместно с Г. В. Канделаки).

1942. Введение в познание древесин Армении. Основные принципы систематики древесин. — Тр. Кироваканской лесной опытной станции, т. 3, с. 102—121.

К вопросу о борьбе с вредными гусеницами методами наложения клеевых колец. — Там же, с. 96—101.

1943. Защита дерева от гниения и огня. — В кн.: Отчет передовых строителей. Тбилиси, с. 19—24. (Совместно с А. В. Курхули).

Насекомые — вредители древесины в постройках и изделиях в условиях г. Тбилиси. — Сообщ. АН ГССР, т. 4, № 1, с. 77—83. (Совместно с С. Д. Лозовым).

1945. Новые недефицитные нефтяные антисептики. — Бюл. строительной техники, № 23—24, с. 11—12. (Совместно с Е. Е. Кранц).

Строение древесины некоторых видов рода *Nothofagus* Bl. в связи с положением его в системе. — ДАН АрмССР, т. 2, № 4, с. 109—113.

Palynologia caucasica. I. (Опыт стандартизации палинологической терминологии). — Изв. АН АрмССР. Естеств. науки, № 5—6, с. 91—146. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

1946. Изменения в составе и строении древесины восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky) в зависимости от возраста, высоты над почвой и внешних условий. — Изв. АН АрмССР, № 5, с. 3—16.

К морфологической характеристике рода *Epigaea*. — Изв. АН АрмССР, т. 4, № 2, с. 45—50. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

О некоторых особенностях строения древесины *Hippophae rhamnoides*. — ДАН АрмССР, т. 4, № 4, с. 109—114.

Очерк истории анатомии древесины. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, т. 4, с. 7—50.

Состояние деревянных конструкций жилых домов города Тбилиси и мероприятия по их восстановлению. — В кн.: За передовую технику. Тбилиси: Изд-во Груз. НИТО строителей и Груз. НИТО металлургов, с. 45—51. (Совместно с М. Р. Гамбаровой).

Строение древесины кавказских представителей сем. *Ericaceae* и его систематическое и филогенетическое значение. — Изв. АН АрмССР, № 9, с. 33—38.

1947. Очерк анатомического строения древесины восточного бука. — Изв. АН АрмССР, № 5, с. 53—68.

Принципы систематики древесины. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, с. 5—155.

1948. Руководство по защите деревянных конструкций зданий от разрушения домовыми грибами и насекомыми. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 130 с.

1949. (*Рец.*). Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь, т. 1, А—Б, сост. С. Ю. Липшиц. — Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, т. 2, № 1, с. 105—106.

1954. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных. — В кн.: Вопросы ботаники, Л.: Изд-во АН СССР, с. 825—852. (Совместно с М. С. Гзырян).

«Дилижанская граболещина» и проблема «порождения видов». — Бот. журн., т. 39, № 6, с. 882—889.

Древесины Кавказа. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 674 с.

Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд-во АН СССР. 337 с.

(*Рец.*). В. Е. Вихров. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. — Бот. журн., т. 39, № 6, с. 918—919. (Совместно с П. А. Худшудяном).

1955. К критике взглядов М. Г. Попова на происхождение покрытосеменных. — Бот. журн., т. 40, № 5, с. 604—606.

1957. Проблемы гистологической эволюции теломофитов. — В кн.: Тез. докл. II съезда Всесоюз. бот. об-ва, Л.: Изд-во АН СССР, вып. 1, с. 83—84.

(*Рец.*). Дж. Л. Стеббинс. О гибридном происхождении покрытосеменных / Пер. с англ. — Бот. журн., т. 42, № 10, с. 1503—1506.

(*Рец.*). Марсель Пренан. Биологические проблемы / Пер. с фр. — Бот. журн., т. 42, № 10, с. 1515—1518.

1958. Краткий очерк строения древесины катайи серебролистной (*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang). — Бот. журн., т. 43, № 4, с. 477—480. (Совместно с Е. В. Будкевич).

Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов. — Бот. журн., т. 43, № 3, с. 365—380.

Originea angiospermelor dupa datale morfologiei interns a organalor lor vegetative. — Analele Romino-Sovietice. Biologie, vol. 4, N 39, p. 63—81. (На рум.яз.).

1959. Определитель и краткая характеристика основных лесопромышленных древесин Вьетнама, поступающих на деревообрабатывающие предприятия СССР. Л.: Изд-во ЛТА. 40 с. (Совместно с Н. А. Байдалиной).

Сравнительное анатомо-морфологическое изучение анабазиса и эфедры. — В кн.: Тез. докл. научн. конф. ЛХФИ, с. 127—128. (Совместно с Л. В. Селениной).

1960. Лекарственная флора Дманисского района Грузинской ССР. — Тр. Тбил. НИХФИ, т. 9, с. 51—63. (Совместно с А. Я. Штромберг).

Лекарственная флора Средней Аджарии. — Там же, с. 149—164. (Совместно с А. Я. Штромберг).

1961. Естественная стойкость древесных пород к гниению. — В кн.: Вопросы защиты древесины. М.: Лесн. пром-сть, с. 48—52. (Совместно с Г. А. Арзуманяном).

Краткий курс анатомии растений. М.: Высш. шк. 282 с.

Составление карты распространения лекарственных растений Приозерского района Ленинградской области. — В кн.: Тез. докл. научн. конф. ЛХФИ, с. 82—83. (Совместно с Н. А. Борисовой).

Физико-механические свойства древесины сосны из раскопок Кармир-Блура. — ДАН АрмССР, т. 33, № 4, с. 173—179. (Совместно с Г. А. Арзуманяном, П. А. Хуршуляном).

1962. Атлас лекарственных растений СССР. Горечавка, леонтица, наперстянка ржавая. М.: Медгиз, с. 144, 294, 378.

Some problems of the study of woods of South-East Asia. — News bulletin IAWA, vol. 2, p. 2—4.

1963. К методике описания древесины хвойных. — Бот. журн., т. 48, № 12, с. 1799—1803. (Совместно с Е. С. Чавчавадзе).

Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. Строение древесины. М.: Госгеолиздат. 57 с. (Совместно со специалистами).

От редактора. — Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л.: Изд-во ЛТА, т. 1, с. 5—12.

Растения-целители. М.: Высш. шк. 423 с. (Совместно с А. Ф. Гаммерман, М. Д. Шупинской).

1964. Некоторые аспекты современной эволюционной морфологии растений. — В кн.: Тез. II Всесоюз. совещ. по филогении растений. М., с. 98—100.

Некоторые технические показатели важнейших лесопромышленных древесин ДРВ. — Тр. Всесоюз. заочн. ЛТИ, т. 8, с. 131—148. (Совместно с Н. А. Байдалиной, Нгуен Ван Кы, А. Л. Синькевичем, Б. А. Соловьевым).

Новые находки и обзор рода *Sahnioxylon*. — Палеонтол. журн., т. 3, с. 100—110. (Совместно с И. А. Шилкиной).

От редактора. — Проблемы экологии и физиологии лесных растений, т. 2, с. 5—16.

Распространение и запасы лекарственных растений Приозерского района Ленинградской области. — Вопр. фармакогнозии, т. 2, с. 11—23. (Совместно с Н. А. Борисовой).

Giao trinh giai phau vat. Tom tat. — Nha xuat ban giao duc. Ha-Noi. 308 p. (На вьет. яз.).

1965. Влияние проникающей радиации на митозы в корешках лука при облучении различных участков луковицы. — Цитология, т. 7, № 5, с. 660—663. (Совместно с С. Е. Манойловым, И. Х. Никогосян).

Основные древесные породы массива Дикке (Гвинейская республика) и характеристика их древесины. — Раст. ресурсы, т. 1, № 2, с. 206—218. (Совместно с Г. П. Яковлевым).

1966. К эволюционной истории так называемой пицеоидной поры полей перекреста древесины хвойных. — Межвузовский сб.: Тр. биол. кафедр. Серия бот. Фрунзе: Мектеп, с. 85—92. (Совместно с Г. С. Сашиной).

Лес как биологическая система. — Тр. ЛТА, т. 104, с. 9—16.

Опыт применения перфокарт при исследовании в области сравнительной и эволюционной морфологии. — Бот. журн., т. 51, № 7, с. 952—959. (Совместно с И. Г. Зубковой).

Физиологические основы лесоразведения во влажнотропической зоне. — В сб.: Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. М.: Лесн. пром-сть, с. 225—243. (Совместно с Н. А. Байдалиной).

Ядовитые древесины. — Раст. ресурсы, т. 2, № 4, с. 562—576. (Совместно с Н. А. Байдалиной).

Biogeocenoza lesna jako system fiziologiczny. — Sylwan, vol. 110, N 1, p. 5—14.

Classification and nomenclature of woods of Palasozic pycnoxylie plants. — Taxon, vol. 15, N 2, p. 66—70. (Совместно с В. Г. Лепехиной).

Physiological bases of forestation in the moist-tropical zone. Sixto Congreso Forestal Mundial, Madrid, p. 1—11. (Совместно с Н. А. Байдалиной).

1967. Анатомия растений. — В кн.: Развитие биологии в СССР. М.: Наука, с. 65—73.

Лекарственная флора Нижней Аджарии. — Тр. ин-та фармакохимии АН ГССР. Сер. 1, вып. 10, с. 319—332. (Совместно с А. Я. Штромберг).

Растительные лекарственные средства Вьетнама и роль профессора До Тат Лоя в их изучении. — Раст. ресурсы, т. 3, № 1, с. 114—127. (Совместно с И. И. Брехманом, А. Ф. Гаммерман, И. В. Грушвицким).

(*Рец.*). Иорк Барнер. Экспериментальная экология культурных растений. — Лесоведение, т. 1, № 1, с. 92—94. (Совместно с К. И. Кобак).

Уровни организации тела растения и их возможные соотношения. — Матер. II Всесоюз. симпоз. по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Киев: Наук. думка, с. 158—160.

1968. Taxonomie et phylogenie du genre *Angylacalyx* et de la tribu des *Augylocalyceae*. — Adansonia, n. s. 8, N 3, p. 317—335. (Совместно с Г. П. Яковлевым, И. Г. Зубковой).

1969. Искусственная культура растительных тканей — продуцентов веществ вторичного метаболизма. — В кн.: Использование живых элементов дерева, с. 65—69. (Совместно с Э. А. Быченковой).

Лесное хозяйство Франции. — Лесн. хоз-во, т. 4, с. 85—87. (Совместно с К. Ф. Кулаковым, П. И. Морозом, А. В. Побединским).

Основателю советской фармакогнозии — Адели Федоровне Гаммерман — восемьдесят лет. — Раст. ресурсы, т. 5, № 2, с. 296—299. (Совместно с А. А. Федоровым, В. С. Соколовым).

Превращение запасных веществ в древесине сосны и ели. — В кн.: Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. Петрозаводск, с. 145—147. (Совместно с Н. И. Лайранд).

1970. А. Л. Тахтаджян (к 60-летию со дня рождения). — Бот. журн., т. 55, № 12, с. 1848—1856. (Совместно с Е. М. Лавренко).

К вопросу о поисках лекарственных растений на геоботанической основе в сосняках Белоруссии. — В кн.: Тез. докл. II съезда фармацевтов Белорусской ССР. Минск, с. 41—42. (Совместно с В. И. Сенчило).

Лесное хозяйство Франции. М.: Центральное бюро науч.-техн. информации Госкомитета лесного хозяйства СССР. 51 с. (Совместно с К. Ф. Кулаковым, П. И. Морозом, А. В. Побединским).

Особенности распространения древесных растений в арборифлоре земного шара по типам строения их древесины. — В кн.: Тез. докл. III совещ. по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, с. 16—18. (Совместно с Н. И. Лайранд).

Специфичность структуры и функций в норме и в пролифератах *in vitro*. — В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. М.: Наука, с. 257—261. (Совместно с Э. А. Быченковой).

1971. Анатомия растений — современное состояние и перспективы. В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по современным проблемам древесиноведения. Минск, с. 45—47. (Совместно с М. И. Колосовой).

Ботаника. — В кн.: БСЭ, 3-е изд., т. 3, с. 1766—1776. (Совместно с А. А. Федоровым).

Некоторые особенности строения тропических древесин в связи с их использованием в народном хозяйстве. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по современным проблемам древесиноведения. Минск, с. 22—24. (Совместно с М. И. Колосовой).

Ядрообразование древесины как фактор выживания древесных растений в процессе эволюции. — В кн.: Тез. докл. IV совещ. по филогении растений. М., с. 81—85. (Совместно с Н. И. Лайранд).

1972. Особенности роста изолированных корней ели европейской в стерильных условиях. — Изв. АН СССР. Сер. биол., т. 5, с. 767—772. (Совместно с Т. С. Момот, А. М. Смирновым).

Роль анатомических особенностей древесины в сложении тропического дождевого леса. — Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР. М.: Лесн. пром-сть, с. 384—390. (Совместно с М. И. Колосовой).

1973. Культура изолированных зеленых клеток ели и некоторые вопросы их продуктивности. В кн.: Управление скоростью и направленностью биосинтеза у растений. Красноярск, с. 124—125. (Совместно с Г. А. Ширяевой, Т. С. Гутман).

1974. Биосинтез аминокислот в изолированных корнях и корневых каллусовых тканях ели европейской. — Изв. АН СССР. Сер. биол., т. 5, с. 666—671. (Совместно с Т. С. Момот, Л. А. Арманом, С. Ф. Измайловым, А. М. Смирновым).

Влияние минеральных удобрений на камбиальную активность и некоторые стороны метаболизма в стволовой древесине сосны и ели приспевающих древостоев Ленинградской области. — В кн.: Итоги договорных научно-исследовательских работ за 1971—1972 гг. М.: Лесн. пром-сть, с. 73—78. (Совместно с Л. С. Меле, С. Л. Смирновым).

Возможности исследования камбиальной активности для селекции древесных растений. — В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Рига, с. 174—179. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Культура изолированных тканей проростков ели на искусственной среде. — Физиология растений, т. 21, № 2, с. 365—372. (Совместно с Г. А. Ширяевой).

Охрана природы. — В кн.: Жизнь растений, Т. 1. М.: Просвещение, с. 173—178. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Предначертана ли эволюция? — Природа, № 8, с. 58—66.

Спектрофотометрическое исследование лигнина древесины сосны, подвергнутой мягкому предгидролизу. — В кн.: Химия древесины. Т. 1. Рига, с. 37—45. (Совместно с А. Д. Нехайчуком, А. М. Евдокимовым, С. Х. Китаевой, В. Е. Москалевой).

Способность эпителия смоляных ходов сосны обыкновенной к каллусообразованию в искусственной культуре. — Бюл. МОИП, вып. 6, с. 23—41. (Совместно с Н. Ю. Кондрашовой).

1975. Лекарственные растения. М.: Высш. шк. 400 с. (Совместно с Г. Н. Кадаевым, М. Д. Шупинской, А. Ф. Гаммерман).

Номогенез — теория запрограммированной эволюции. — Биология в шк., № 1, с. 8—20.

Электронная микроскопия растительной клетки: Методические указания для студентов лесохозяйственного факультета. Л.: Изд-во ЛТА. 60 с. (Совместно с Н. Ф. Аникушиным).

1976. Об эволюции смоляных ходов сосны обыкновенной. — Матер. V совещ. по филогении растений. М.: Наука, с. 75—76. (Совместно с Н. Ю. Кондрашовой).

Пути управления процессами развития некоторых высших растений. — В кн.: Тез. докл. конф., посвященной памяти Бэра. Тарту, с. 33—35. (Совместно с Н. Ю. Кондрашовой).

Система управления растительным организмом. — Там же, с. 66—69. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Факторы эволюции в прошлом и настоящем. — Матер. V совещ. по филогении растений. М.: Наука, с. 87—90. (Совместно с Н. И. Лайранд).

1977. Анатомия растений. Древесина. Лист. Корень: Учебное пособие для проведения лабораторных работ. Л.: Изд-во ЛТА. 60 с. (Совместно с М. В. Барчуковой, К. И. Кобак).

Влияние некоторых стимуляторов на рост и дифференциацию проростков сосны обыкновенной и накопление эфирорастворимых веществ. — Биол. науки, т. 4, с. 100—111. (Совместно с Н. Ю. Кондрашовой).

Пути количественной оценки воздействия человека на окружающую среду. — В кн.: Актуальные проблемы охраны природы. Иваново: Ивановский гос. ун-т, с. 19—21. (Совместно с Н. И. Лайранд).

Физиология лесных растений: Учебное пособие для проведения лабораторных работ. Л.: Изд-во ЛТА. 60 с. (Совместно с М. В. Барчуковой, К. И. Кобак).

Шестой Делегатский съезд ВБО. — Бот. журн., т. 62, № 8, с. 769—771.

1978. Анатомия тропических древесин: Учебное пособие для студентов ЛХФ. Л.: Изд-во ЛТА. 70 с. (Совместно с М. И. Колосовой, М. М. Мегихидом).

Анатомическое строение древесины основных лесообразующих пород СССР: Учебное пособие для студентов ЛХФ. Л.: Изд-во ЛТА. 64 с. (Совместно с К. И. Кобак).

Влияние пылевых выбросов цементных заводов на прирост дуба. — Бот. журн., т. 63, № 5, с. 721—729. (Совместно с Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиусом).

Дендроиндикация как метод оценки воздействия антропогенных загрязнений на окружающую среду. — Межвуз. сб. науч. тр. «Охрана окружающей среды от загрязнений промышленными выбросами». Л.: Изд-во ЛТА, с. 196—200. (Совместно с Н. И. Лайранд).

Динамика размножения камбиальных клеток у некоторых хвойных. — В кн.: Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 105—106. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Изолированная зеленая клетка как модель при изучении некоторых теоретических и прикладных проблем фотосинтеза. — В кн.: Тез. докл. V Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений, Алма-Ата, с. 49—60. (Совместно с Г. А. Ширяевой, Т. С. Гутман).

Особенности метаболизма аминокислот и обновления белков в изолированных корневых тканях сосны обыкновенной и ели европейской. — В кн.: Культура клеток растений. Киев: Наук. думка, с. 236—239. (Совместно с Т. С. Момот).

Семейство Сосновые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, с. 350—373. (Совместно с Е. С. Чавчавадзе).

Эволюция проводящих клеток и тканей. — Там же, с. 15—26.

1979. Влияние происхождения и среды обитания на рост и метаболизм тканей двух видов сосен. — В кн.: Тез. докл. на III конф. по культуре клеток растений. Абовян, с. 32—33. (Совместно с Э. А. Быченковой).

Влияние антропогенных воздействий на прирост сосны обыкновенной в районе города Братска. — Бот. журн., т. 64, № 8, с. 1187—1196. (Совместно с Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиусом).

1980. Баланс углекислого газа в высоко- и малопродуктивных растительных сообществах. — В кн.: Проблемы атмосферного углекислого газа. (Тр. Сов.-амер. симпоз.). Л.: Гидрометеоиздат, с. 252—264. (Совместно с К. И. Кобак, Н. Ю. Кондрашовой).

Изменение фотосинтетического аппарата изолированной ткани хвои *Picea abies* (L.) Karst. при длительном воздействии 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты. — Лесн. журн., № 6, с. 786—794. (Совместно с Т. С. Гутман, Г. А. Ширяевой).

Некоторые аспекты эволюции древесины хвойных в мезозое. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, с. 110—116. (Совместно с И. А. Шилкиной).

О возможности сохранения фитоценотических связей при совместной культуре ткани. — Лесн. журн., № 5, с. 609—617. (Совместно с Т. С. Гутман, Г. А. Ширяевой).

Светоиндуцируемый синтез органических веществ в культуре изолированных тканей. — В кн.: Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений. Львов, с. 78—79. (Совместно с Г. А. Ширяевой, Т. С. Гутман).

Семейство Коноплевые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (1). М.: Просвещение, с. 279—282.

1981. Василий Захарович Гулисашвили (1903—1979). — Бот. журн., т. 66, № 9, с. 1341—1343.

Влияние запыленности на растительность. — В кн.: Проблемы фитогигиены и охраны окружающей среды. Л.: Наука, с. 121—125. (Совместно с Н. И. Лайранд).

Влияние стимуляторов роста на биогенез лигнина и углеводов при выращивании культуры изолированной ткани ели. — Химия древесины, т. 5, с. 60—62. (Совместно с Э. И. Чупка, В. В. Вершаль, Э. А. Быченковой).

О некоторых анатомических особенностях строения резонансной древесины ели. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. конф. «Современные проблемы древесиноведения». Воронеж, с. 45—47. (Совместно с Н. И. Лайранд).

О некоторых особенностях формирования древесины сосны из болотных ценозов Ленинградской области. — Там же, с. 57—58. (Совместно с Е. В. Никоноровой).

Семейство Эбеновые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (2). М.: Просвещение, с. 101—103.

1982. Анатомия растений. Побег и корень: Лабораторный практикум для студентов специальности 1512. Л.: Изд-во ЛТА. 64 с. (Совместно с М. В. Барчуковой, К. И. Кобак).

Анатомия растений. Строение ксилемы: Лабораторный практикум для студентов специальности 1512. Л.: Изд-во ЛТА. 48 с. (Совместно с М. В. Барчуковой, К. И. Кобак).

Иван Степанович Мелехов. К 70-летию со дня рождения. — Бот. журн., т. 67, № 11, с. 1546—1548.

Михаил Семенович Яковлев (к 80-летию со дня рождения и 55-летию научной деятельности). — Бот. журн., т. 67, № 10, с. 1429—1435. (Совместно с Т. Б. Батыгиной, М. Ф. Даниловой).

Определение активности ядер камбиальных клеток в связи с различной энергией их пролиферации. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений». Красноярск, с. 41. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Строение древесины основных лесообразующих пород второго яруса: Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛТА. 68 с. (Совместно с Е. В. Никоноровой).

Цитологические основы образования древесины хвойных. — В кн.: Тез. докл. IV Междунар. симпоз. ученых стран СЭВ «Фундаментальные исследования в области комплексного использования древесины». Рига, с. 42—45. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

1983. Вероника Казимировна Василевская (1912—1982). — Бот. журн., т. 68, № 5, с. 683—688. (Совместно с М. Ф. Даниловой, Г. М. Борисовской, М. П. Барановым, Б. Р. Васильевым).

Зональное совещание «Выявление, учет и организация охраны памятников природы Сибири» (Красноярск, 12—16 X 1981 г.). — Бот. журн., т. 68, № 2, с. 270.

Камбиальная активность ели европейской в условиях Северо-Запада РСФСР. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 242—243. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Оценка древесины как конструкционного материала по признакам анатомического строения: Учебное пособие для студентов ЛХФ. Л.: Изд-во ЛТА. 76 с. (Совместно с М. И. Колосовой, К. А. Хумбо Салазар).

Строение древесины важнейших древесных пород, интродуцированных в СССР. Л.: Изд-во ЛТА. 60 с. (Совместно с Л. А. Лебеденко, Е. В. Никоноровой).

Строение древесины кустарниковых пород флоры СССР. Л.: Изд-во ЛТА. 56 с. (Совместно с Л. А. Лебеденко, Е. В. Никоноровой).

1984. Дендроиндикация антропогенных воздействий на природную среду. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Влияние промышленного загрязнения на лесные экосистемы и мероприятия по повышению их устойчивости». Каунас, с. 22—23. (Совместно с Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиусом).

Камбий и его цитологические особенности. Л.: Изд-во ЛТА. 45 с. (Совместно с Л. А. Лебеденко).

Проблемы охраны природы и общей экологии в вузовских курсах. — Лесн. журн., № 5, с. 129—131.

(*Рец.*) Н. А. Булыгин. Биологические основы дендрофенологии. — Бот. журн., т. 69, № 10, с. 1421—1423.

1985. Основы микробиологии: Учебное пособие для студентов ЛХФ. Л.: Изд-во ЛТА. 120 с. (Совместно с С. Д. Цветковой, К. И. Кобак).

Радиальный прирост ели в режиме ветров. — В кн.: Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. Л.: Изд-во ЛТА, с. 13—17. (Совместно с Н. В. Ловелиусом, Н. И. Лайранд).

Эволюция водопроводящей системы высших растений. — В кн.: Эволюция функций в растительном мире. Л., с. 122—142. (Тр. Биол. НИИ ЛГУ, т. 36). (Совместно с Л. А. Лебеденко).

1986. Прогноз состояния древостоев, подверженных токсическому действию атмосферных загрязнителей. — Бот. журн., т. 71, № 11, с. 1567—1571. (Совместно с А. С. Алексеевым, Н. И. Лайранд, Б. Г. Поповичевым).

1987. Строение коры хвойных. Л.: Изд-во ЛТА. 46 с. (Совместно с Л. И. Лотовой).

Ю. В. Гамалей, М. Ф. Данилова, Е. А. Мирославов,
Е. С. Чавчавадзе, К. И. Кобак, Н. И. Лайранд.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 II 1988.

УДК 92 (47+57) 581.9

Бот. журн., т. 73, № 7

ЗОЯ ПЕТРОВНА САВКИНА
(1910—1986)

K. A. SOBOLEVSKAYA. ZOYA PETROVNA SAVKINA (1910—1986)

19 IX 1986 г. в Якутске скончалась действительный член ВБО, геоботаник, известный специалист по лугам и интродукции растений Крайнего Севера Зоя Петровна Савкина.

З. П. родилась в 1910 г. в Новгороде в семье агронома, директора Новгородской торфяной с.-х. станции. С раннего детства она приобщилась к сельскохозяйственным и опытным работам, которые проводились на станции, полюбила мир растений.

В 1932 г. З. П. окончила Ленинградский государственный университет. Еще во время учебы, а затем и после окончания университета она принимала участие в трех больших экспедициях (в Большеземельскую тундру Ненецкого автономного округа и на п-ов Ямал) по изучению оленьих пастбищ. В экспедиции З. П. познакомилась с природой тундры и жизнью ее населения и полюбила этот своеобразный регион. Здесь были собраны богатые коллекции растений. Особенно З. П. интересовали сфагновые мхи, которые она определяла под руководством Л. И. Савич-Любицкой. Впервые З. П. составила подробный список сфагновых мхов для тундровой зоны и дала их эколого-географическую характеристику.

В период с 1933 по 1941 гг. З. П. работала сначала в Музее Ботанического института АН СССР, а затем заведующей отделом истории исследования и освоения Арктики в только что созданном Музее Арктики Главсевморпути (Ленинград). В июне 1941 г. она осуществила длительную командировку в г. Нарьян-Мар Архангельской обл. для сбора материала для Музея Арктики по сельскохозяйственному освоению Крайнего Севера. Здесь ее застала Великая Отечественная война. Не имея возможности вернуться в Ленинград, З. П. осталась на работе в Нарьянмарской оленеводческой опытной станции и отдавала все силы созданию местной продовольственной базы для населения, отрезанного в то время от центральных районов страны.

Наряду с научной работой З. П. провела почвенно-геоботаническое обследование земель и выбрала участки, пригодные для освоения. Вскоре здесь были созданы подсобные хозяйства и совхозы. С участием З. П. подбиралась площадка для первого сухопутного аэродрома на побережье Баренцова моря, имевшего огромное стратегическое значение в годы Великой Отечественной войны. В местной газете печатались многочисленные статьи З. П. по развитию овощеводства и картофелеводства. Издавались подготовленные ею листовки и рекомендации.

В этот период З. П. начала изучение лугов низовья и дельты р. Печоры. Впоследствии (1961) она опубликовала обстоятельный геоботанический очерк лугов низовья р. Печоры.

На основе всего собранного материала З. П. под руководством академика ВАСХНИЛ И. В. Ларина в 1952 г. подготовила и успешно защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

В 1946 г. З. П. возвратилась в Ленинград и стала заниматься луговым кормопроизводством в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Крайнего Севера. Ей было поручено руководство работами на обширной северной сети института (25 станций и пунктов от Нарьян-Мара до Анадыря). В летние месяцы она принимала в них участие. Впервые были обобщены обширные материалы этих работ, давшие представление об особенностях лугов Крайнего Севера, их хозяйственной ценности, путях мелиорации. Она первая в условиях Севера применила химические методы борьбы с сорняками и кустарниками на лугах. В 1957 г. З. П. вместе с НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера переехала в Норильск, где ее работы по северным лугам получили развитие. Здесь она заложила начало создания гербария местной флоры. Под ее научным руководством были организованы работы по озеленению этого заполярного города, обращено особое внимание на использование местных луговых ресурсов и на травосеяние с применением местных трав.

С 1968 г. начался второй период научной деятельности З. П. Она переехала в Якутск и поступила на работу в Ботанический сад Якутского филиала СО АН СССР. Будучи эрудированным ботаником, знакомым с особенностями существования растений в экстремальных условиях среды, З. П. со свойственными ей энергией и энтузиазмом начала исследования в области интродукции растений.

В Ботаническом саду З. П. возглавила отдел природной флоры. При этом большое внимание она уделяла интродукции кормовых и лекарственных растений Якутии. Под ее руководством сложился тесный коллектив ученых, подготовивших к печати ряд монографий и сборников, из которых особо следует отметить «Дикорастущие травы Якутии в культуре» (1981).

Значителен вклад З. П. в интродукцию редких и исчезающих растений флоры Якутии. Под ее руководством и при ее личном участии впервые составлен список редких и исчезающих видов Якутии, интродуцированных в Ботанический сад. Были определены категории угрожаемого состояния ряда видов, диапазон изменчивости их в культуре.

З. П. являлась одним из самых активных авторов предпринятого сибирскими ботаниками нового издания «Биология нуждающихся в охране растений Сибири» (отв. ред. К. А. Соболевская). Особое внимание она уделяла эндемикам — *Potentilla tollii* Trautv., *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht. и др.

З. П. — автор 54 печатных трудов и значительного числа научных отчетов. Ее активная научная и общественная деятельность отмечалась многочисленными благодарностями и грамотами, присуждением ей медалей «За трудовую доблесть» и ряда других.

Зоя Петровна Савкина была удивительно энергичным человеком, болеющим за порученное ей дело, добрым и очень общительным. Ее отличали большая ответственность и удивительная работоспособность.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ З. П. САВКИНОЙ

1945. Выращивание капусты в Ненецком национальном округе. Нарьян-Мар: Изд-во Нарьянмарской опытной оленеводческой станции. 17 с.

1949. Инструкция по массовому сбору семян дикорастущих трав в условиях Ненецкого округа. Нарьян-Мар: Изд-во Нарьянмарской опытной оленеводческой станции. 13 с. (Совместно с М. К. Барышниковым и С. М. Базьба).

1952. Улучшение травостоя пойменных лугов низовьев р. Печоры путем правильного расположения кустарников: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: Ленингр. с.-х. ин-т. 13 с.

1953. Кормовая база животноводства Крайнего Севера и основные пути ее укрепления. — Доклады VI расширенной сессии ученого совета НИИ Полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Л.: Изд-во МСХ РСФСР, т. 11, с. 78—93.

Особенности тундровых торфяных болот и заготовка торфа для сельскохозяйственных целей на Печорском Севере. — Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера, вып. 1, с. 17—32.

1955. Указания по расчистке лугов от кустарников на Крайнем Севере. Л.: НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. 12 с.

1956. Опыт посадки защитных и лесных полос и изучение их влияния на микроклимат в лесотундре. — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, т. 1, с. 81—92. (Совместно с Т. П. Мешковой).

Опыт применения гербицидов в сельском хозяйстве на Крайнем Севере. — Бюл. науч.-техн. информации НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Л.: Изд-во НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, № 1, с. 46—49.

1957. Экологическая и фитогеографическая характеристика сфагновых мхов Большеземельской и Ямальской тундр. — В кн.: Тез. докл. Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л.: Изд-во ВБО, вып. 5, с. 98—101.

1959. Краткие итоги работ по уничтожению сорняков и кустарников на лугах в Заполярье. — В кн.: Краткие итоги исследований по защите растений в Северо-Западной зоне СССР в 1958 г. Рига, с. 231—232.

Мероприятия по укреплению кормовой базы оседлого животноводства. — В кн.: Мероприятия по увеличению производства продукции сельского хозяйства и промыслов в колхозах и совхозах Ненецкого национального округа. Нарьян-Мар: Изд-во Нарьянмарской опытной оленеводческой станции, с. 124—142. (Совместно с В. П. Кочевых).

Химическая расчистка лугов от кустарников в условиях Крайнего Севера. — В кн.: Гербициды в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МСХ СССР. 10 с.

1960. Кулисная расчистка закустаренных пойм рек Крайнего Севера под сенокосы. — В кн.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. (Сборник работ кафедры луговодства Ленингр. с.-х. ин-та за 1944—1958 гг.). М.: Изд-во МСХ СССР, с. 526—536.

Reindeer pastures and meadows in the far north of the USSR and some problems of their improvement and utilization. — In: Grassland congress. Oxford, 1960, Paper A/S, p. 166—168. (Совместно с В. Н. Андреевым).

1961. Значение кустарников на лугах в низовьях Печоры. — Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера, т. 10, с. 49—91.

Луга низовьев р. Печоры, их использование и улучшение. — Там же, с. 6—48. (Совместно с С. М. Тазьба).

Улучшение северных пойменных лугов путем использования защитных кустарниковых полос. — Кормовая база, № 10, с. 17—23.

1963. Итоги опытных работ по созданию машинодоступных сенокосных угодий и повышение их урожайности в поймах рек Крайнего Севера. — Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера, т. 12, с. 281—285. (Совместно с Т. В. Вахтиновым).

Опыт применения гербицидов для улучшения лугов в низовьях Печоры и Енисея. — В кн.: Проблемы Севера, т. 67. М.: Изд-во АН СССР, с. 145—153.

Химические приемы улучшения состава и качества травостоев лугов в Заполярье. — Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера, т. 11, с. 151—157.

1964. Рекомендации по использованию гербицидов для расширения и улучшения кормовых площадей на Крайнем Севере. — Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера, т. 13, с. 6.

1968. Вопросы повышения продуктивности естественной кормовой базы на Крайнем Севере. — В кн.: Проблемы Севера. М.: Наука, вып. 13, с. 210—218.

1969. Рациональное использование и улучшение сенокосов и пастбищ тундры и лесотундры. — В кн.: Сенокосы и пастбища. Л.: Колос, гл. 9, с. 496—514.

1970. Пойменные луга северных рек, особенности их освоения, использование и улучшение. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми филиал и Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР, с. 40—45.

1972. Луговое кормопроизводство на Крайнем Севере. — В кн.: Технология производства кормов. (Научные труды ВАСХНИЛ). М.: Колос, с. 301—325.

1973. Кормовая база животноводства Крайнего Севера. — В кн.: Сельскохозяйственное освоение Крайнего Севера. Новосибирск: Изд-во СО ВАСХНИЛ, с. 373—396.

1974. Пойменные луга нижнего течения Енисея на примере массива «Якуты». — В кн.: Тез. докл. VI симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 2. Ботаника и растительные ресурсы. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 83—87.

Создание экспозиции редких и эндемичных видов флоры Якутии в ботаническом саду Якутского филиала СО АН СССР. — В кн.: Тез. докл. VI симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 4. Споровые растения, интродукция растений и полевое кормопроизводство. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 56—62. (Совместно с В. В. Рубцовой).

1975. Испытание многолетних кормовых трав в Якутском ботаническом саду. — В кн.: Интродукция растений в Центральной Якутии. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 69—77. (Совместно с В. А. Суховым, Л. А. Шеиной).

Красная книга флоры. — В кн.: Берегите растительные богатства Якутии. Якутск: Кн. изд-во, с. 8—11.

Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию. — В кн.: Тез. докладов, представленных на XII Международный ботанический конгресс. Л.: Наука, с. 44. (Совместно с Б. А. Юрцевым, В. Н. Андреевым, В. И. Перфильевой).

Чучур-Муран — заповедная территория. — В кн.: Берегите растительные богатства Якутии. Якутск: Кн. изд-во, с. 14—22.

Эндемы флоры Якутии и их охрана. — В кн.: Тез. докладов, представленных на XII Международный ботанический конгресс. Л.: Наука, т. 2, с. 552.

1976. Интродукция костра безостого в Якутском ботаническом саду. — В кн.: Растит. богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, с. 175—183. (Совместно с Л. И. Шеиной, Т. О. Андреевой).

Интродукция редких видов растений в Якутском ботаническом саду. — В кн.: Тез. докл. VII симпоз. «Биологические проблемы Севера». Растениеводство. Петрозаводск: Изд-во Карельского фил. АН СССР, с. 146—148. (Совместно с Т. П. Говориной).

Якутский ботанический сад — заповедная территория. — В кн.: Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 134—136. (Совместно с З. Е. Кротовой, О. А. Яриной).

1977. Интродукция редких видов флоры Якутии. Якутск: Кн. изд-во, с. 35—39.

Перспективные для введения в культуру многолетние кормовые травы Якутской флоры. Тез. докл. III Всесоюз. совещ. «Пути интенсификации сельского хозяйства Крайнего Севера в свете решений XXV съезда КПСС». — В кн.: Проблемы сельского хозяйства Крайнего Севера. Якутск: Изд-во Якутск. фил. СО АН СССР, с. 7—8. (Совместно с Т. В. Андреевой, В. Г. Париловой).

Якутский ботанический сад. Якутск: Кн. изд-во. 79 с. (Совместно с З. Е. Кротовой, А. Я. Перк, В. А. Суховым и др.).

1978. Интродукция редких видов флоры Якутии. — В кн.: Исследование биологических ресурсов в Якутии. (Сб. научных трудов). Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 35—39.

Полезные растения народному хозяйству Якутии. Якутск: Кн. изд-во. 103 с. (Совместно с З. Е. Кротовой, В. А. Суховым).

1979. Эндемичные виды флоры Якутии и их охрана. — В кн.: Охрана природы Якутии. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 15—19. (Совместно с Т. В. Андреевой).

1980. Редкие и исчезающие растения Сибири / Ред. Л. И. Малышев, К. А. Соболевская). Новосибирск: Наука. 224 с. (Описано 20 видов). (В коллективе авторов).

Редкие и эндемичные виды флоры Якутии в коллекциях Якутского ботанического сада. — В кн.: Интродукция полезных растений в Якутии. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 18—28. (Совместно с Т. В. Андреевой, Т. П. Говориной).

1981. Дикорастущие травы Якутии в культуре. Новосибирск: Наука. 238 с. (Совместно с Т. В. Андреевой, Т. П. Говориной, Н. С. Даниловой и др.).

Изменения растительного покрова Ботанического сада под влиянием антропогенных факторов. — В кн.: Интродукция полезных растений в Якутии. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР.

1982. Кормовые злаки флоры Якутии в культуре. Новосибирск: Наука. 180 с. (Совместно с Т. В. Андреевой, В. Г. Париловой).

1983. Перспективы интродукционного изучения флоры Якутии. — В кн.: Интродукция растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, с. 100—105.

1984. Интродукционная изменчивость флоры Якутии. Якутск: Изд-во Якутского фил., с. 12—29. (Совместно с Т. В. Андреевой, Т. П. Говориной, А. П. Цареградской и др.).

1985. Лапчатка Толля — *Potentilla tollii*. — В кн.: Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука, с. 52—59. (Совместно с Т. В. Андреевой, П. А. Тимофеевым).

Редовския двоякоперистая — *Redowskia sophiifolia*. — В кн.: Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука, с. 66—72. (Совместно с Т. В. Андреевой, П. А. Тимофеевым).

1986. Красная книга Якутии. Ч. 1: Растения. Новосибирск: Наука. 247 с. (В коллективе авторов).

Современная флора Мамонтовой горы (река Алдан). — В кн.: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 2. Якутск: Изд-во Якутского фил. СО АН СССР, с. 32—33.

К. А. Соболевская.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 5 VI 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (6)

F. White. The vegetation of Africa. — Paris: UNESCO, 1983. 358 p. (Ф. Уайт. Растительность Африки. 1983)

I. T. FYODOROVA, I. Yu. SUMERINA. *F. WHITE.* THE VEGETATION OF AFRICA.

Известный исследователь тропической флоры F. White, долго и плодотворно изучавший растительность Африканского континента, проделал огромную работу по сведению всех имеющихся материалов как литературных, картографических, так и результатов собственных исследований растительности Африки в единую систему. Растительность Африки представлена им на карте в масштабе 1 : 5 000 000, на четырех листах (опубликована на двух языках), а основные закономерности пространственного размещения растительного покрова на территории Африки и описания основных подразделений растительности, показанных на карте, приведены в отдельной книге (на французском и английском языках). Характеристика растительности предваряется краткими сведениями о геологических особенностях, климате, почвах и т. д.

Растительность Африки подразделяется на 16 высших категорий (которые можно сгруппировать в 5 неравноценных групп). Эти категории, являющиеся высшими подразделениями карты растительности Африки, соответствующие классам формаций и формациям в понимании советской геоботанической школы, выделяются Уайтом по физиономическому принципу (автор их называет типами растительности). В главе «Классификация» дается их детальная характеристика.

Остановимся подробнее на классификации растительности Уайта, построенной с учетом жизненных форм доминирующих видов, их размеров и характера их распределения:

I группа формаций — основные формации (formations of regional extent)

1. Лес — forest.

Древесные формации. Деревья достигают высоты 10—50 м. Выражен кустарниковый ярус. Обязательными являются лианы. Эпифиты, включая папоротники, орхидеи и крупные мхи, характерны для более влажных тропических и субтропических типов. Крупные эпифитные лишайники, особенно виды рода *Usnea*, часто характерны для типов леса, расположенных на плато (плоскогорьях, приподнятых равнинах). В видовом отношении деревья представлены богаче, чем разнотравье. Почти все леса материка вечнозеленые и полувечнозеленые, хотя встречаются и листопадные. На Мадагаскаре, напротив, листопадные леса широко распространены на более сухой западной стороне острова. В связи с существующей в литературе различной трактовкой терминов, относящихся к лесам, Уайт дает толкование некоторых употребляемых в работе терминов.

Дождевой лес — rain forest. К дождевому лесу относятся леса Гвинейско-Конголезской области, различные по структуре, на хорошо дренированных почвах. Гвинейско-конголезские леса включают как вечнозеленые при участии

Sacoglottis gabonensis, *Glumea ivorensis*, *Tarietia utilis*, *Crudia gabonensis*, *Lophira alata*, *Didelotia idae*, *D. unifoliolata*, *Brachystegia cynometroides*, *B. laurentii*, *Cynometra hankei*, *Didelotia brevipaniculata*, *Gilbertiodendron brachystegioides*. *Cynometra ananta* и других видов, так и полувечнозеленые, в составе которых *Entandrophragma angolense*, *E. candollei*, *E. cylindricum*, *Guarea cedrata*, *G. thompsonii*, *Lovoa trichilioides* (сем. *Meliaceae*), *Maranthes glabra* (сем. *Chrysobalanaceae*), *Nauclea diderrichii* (*Rubiaceae*), *Parkia bicolor* (*Leguminosae*: *Mimosoideae*), *Pericopsis elata* (*Leguminosae* : *Papilionoideae*), *Canarium schweinfurthii*, *Piptadeniastrum africanum*, *Afzelia africana*, *Cola gigantea* и многие другие виды. Сюда же относятся леса, произрастающие на низменностях восточной половины Мадагаскара, более низкие по сравнению с дождевым лесом Африканского континента. Для них характерны виды из семейств *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Araliaceae*, *Ebenaceae* (*Diospyros*), *Sapindaceae*, *Burseraceae* (*Canarium*), *Anacardiaceae*, *Elaeocarpaceae* (*Echinocarpus*), *Lauraceae* (*Ocotea*, *Ravensara*), *Guttiferae*, *Myrtaceae* и др. В травяном ярусе этого типа присутствуют папоротники *Adiantum vogelii*, виды родов *Asplenium*, *Bolbitis*, *Pteris*, роды сем. *Marantaceae* (*Ataenidia*, *Marantochloa*, *Sarcophrynium*), широколиственные злаки (*Leptaspis*), осоковые (*Hypolytrum*, *Mapania*), представители сем. *Acanthaceae*, ползучие (стелющиеся) виды родов *Costus*, *Geophila*, *Hymenocoleus*.

Сухой лес — dry forest. Этот термин относится к лесам, произрастающим в районах, где несколько месяцев длится сухой сезон. Они более низкие по сравнению с дождевыми лесами, более простой структуры и беднее флористически. Сухие леса являются самым распространенным климаксовым типом в Мадагаскарском западном регионе (типичные виды: *Dalbergia*, *Stereospermum euphorioides*, *Givotia madagascariensis*, *Xylia hildebrandtii*, *Ravensara*, *Cordyla madagascariensis*, *Tamarindus indica*, *Broussonetia greveana*, *Securinega seyrigii*, *Hernandia voyroni*, *Adansonia za*, *A. rubrostipa*, *Protorhus humbertii*; лианы принадлежат главным образом к семействам *Asclepiadaceae*, *Passifloraceae*, *Leguminosae*, к родам *Dichapetalum*, *Salacia*, *Combretum*, *Landolphia*, *Tetracera*; в нижнем ярусе преобладают виды семейств *Rubiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Leguminosae*, *Acanthaceae*). Такой же тип леса локально встречается в Замбезийской (с участием видов *Berlinia giorgii*, *Criptosepalum pseudotaxus*, *Daniellia alsteeniana*, *Entandrophragma delevoyi*, *Marquesia acuminata*, *M. macroura*, *Parinari excelsa*, *Syzygium guineense*, *Baikiaea plurijuga* и др.) и Суданской областях (*Gilletiodendron glandulosum*, *Guibourtia copallifera*), а также на сухих прибрежных равнинах Ганы (*Cynometra megalophylla*, *Manilkara obovata*, *Nesogordonia papaverifera*, *Celtis mildbraedii*, *Antiaris toxicaria* и др.).

2. Редколесья — woodland.

Этот термин относится к разреженным лесам с высотой деревьев от 8 до 20 м и сомкнутостью крон 0.4, с доминированием видов родов *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Uapaca*, *Monotes*, *Isoberlinia*, *Acacia* и др. В Африке редколесья приурочены к тропической и субтропической областям. Бóльшая часть редколесий Африки — листопадные или полулистопадные, но почти всегда в них присутствует по нескольку вечнозеленых видов. Травяной покров состоит в основном из травянистых туссоковых злаков (tussock grass), высота которых более 2 м. Для редколесий характерно наличие подлеска. Лианы, как правило, встречаются редко или чаще совсем отсутствуют. Травяной ярус богат разнотравьем, хотя преобладают злаки. Описанные редколесья широко распространены в тропической Африке. Они особенно типичны для Суданской и Замбезийской областей с их континентальным климатом и средним количеством осадков, выпадающих летом. В Средиземноморской области распространены редколесья из пробкового дуба *Quercus suber*.

3. Кустарниковые сообщества — bushland and thickets.

К ним автор относит сообщества с проективным покрытием кустарников более 40 %. Куст (bush) имеет высоту 3—7 м, иногда несколько больше. Обычно кусты многоствольны, главные оси у основания имеют диаметр около 10 см. В этих сообществах часто встречаются «кустовидные деревья» (bushy trees), высота которых не превышает также 7 м, а ветвление начинается очень близко от поверхности земли (характерные виды: *Albizia petersiana*, *Craibia brevicaudata*, *Bussea massaiensis*, *Acalypha chirindica*, *Aeschynomene trigonocarpa*, *Byrsocarpus orientalis*, *Indigofera rhynchocarpa*, *Bauhinia petersiana*, *Canthium burttii* и т. д. В травяном покрове *Panicum heterostachyum*, *Ehrharta erecta* и др.).

Более высокие деревья редки, они либо распределены по территории равномерно, либо растут группами, представлены следующими видами: *Brachystegia spiciformis*, *Combretum collinum*, *Lannea discolor*, *Parinari curatellifolia*, *Pericopsis angolensis*, *Peltophorum africanum*, *Pterocarpus angolensis*, *Pteleopsis anisoptera*, *Phyllanthus discoideus*.

Чащей (thicket) автор называет непроходимые заросли. Они встречаются участками различной площади в большинстве типов кустарниковых сообществ, не отличаясь по флористическому составу от окружающей растительности. Однако в некоторых типах чащ доминируют виды, не встречающиеся в более открытых сообществах. Примером могут служить итиговые (Itigi) чащи, для которых характерны *Baphia burttii*, *B. massaiensis*, *Burttia prunoides*, *Combretum trothae*, *Grewia burttii* и т. д.

Кустарниковые сообщества встречаются в широком диапазоне климатических и эдафических условий, неблагоприятных для произрастания более высоких древесных растений. Они наиболее широко распространены в областях с осадками от 250 до 500 мм в год, но ландшафтное значение приобретают только там, где есть 2 сезона дождей. Сообщества листопадных кустарников широко развиты в низменностях региона Сомали—Масаи, где имеется 2 пика осадков. Среди этих кустарников господствуют *Acacia bussei*, *A. thomasii*, *A. mellifera*, *A. nilotica*, *A. reficiens*, *Commiphora africana*, *C. boiviniana*, *C. campestris*, *C. erythraea*, *C. mollis*, *C. schimperi*, *Balanites orbicularis*, *Boscia coriacea* и т. д. В других районах Африки, где среднегодовое количество осадков также составляет 250—500 мм, но они выпадают только летом, на супесчаных почвах кустарниковые сообщества замещаются сообществами с господством злаков (*Themeda triandra*, виды родов *Aristida*, *Eragrostis*, а также *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis*, *Tragus racemosus*, *Andropogon gayanus*). Так, в переходных зонах Сахель и Калахари—Высокий Вельд (район Калахари) кустарниковые сообщества в основном приурочены к скалистым и каменисто-щебнистым местообитаниям, имеющим ограниченное распространение. Сообщества листопадных кустарников разной сомкнутости являются также климаксовой растительностью Юго-Западного Мадагаскара (*Didierea madagascarensis*, *D. trollii*, 6 видов рода *Alluaudia* и др.), где выпадает от 300 до 500 мм осадков и сухой сезон продолжается до 10 мес.

Сообщества вечнозеленых и полувечнозеленых кустарников области Сомали—Масаи образуют переходную полосу между сообществами листопадных кустарников, занимающих низменности этого региона, и более сухими типами афрогорных лесов, которые начинаются с высоты 1650 м и содержат *Albizia gummifera*, *Apodytes dimidiata*, *Brachylaena discolor*, *Calodendrum capense*, *Cassipourea congoensis*, *Chaetacme aristata*, *Drypetes gerardii*, *Euclea divinorum*, *Warburgia salutaris* и другие виды. Количество осадков здесь равно 500—850 мм, но они выпадают нерегулярно в течение года, хотя явственно выделяются 2 пика. Аналогичная, но флористически бедная растительность встречается также в тех частях области Озера Виктория, где среднегодовое количество осадков колеблется от 850 до 1000 мм в год. Вечнозеленые и полувечнозеленые кустарниковые сообщества являются также характерной растительностью в области Тонголенд—Пондоленд. В Капской области преобладает кустарниковая жестколистная растительность — fynbos, представленная следующими видами кустарников: *Cassine parvifolia*, *Cliffortia arborea*, *Diospyros glabra*, *Erica caffra*, *E. caterviflora*, *E. inconstans*, *Heeria argentea*, *Laurophyllus capensis*, *Leucadendron nobile*, *L. eucalyptifolium*, *L. sabulosum*, *Phylica oleifolia*, *P. buxifolia*, *P. paniculata*, *P. villosa*, *Protea arborea*, *P. glabra*, *P. laurifolia* и др.

На большей части африканских высоких гор (как на материке, так и на Мадагаскаре) развит пояс кустарниковых сообществ, расположенный выше лесного пояса. В нем доминируют виды сем. *Ericaceae*.

Вечнозеленые литоральные заросли развиваются на каменистых берегах океана, где достаточное количество осадков, но сильные ветры препятствуют развитию леса.

4. Кустарниковые и кустарничковые сообщества — shrubland.

Это сообщества мелкорослых кустарников, обычно мелколиственных, от 10 см до 2 м выс., занимающих такие местообитания, где более высокие деревянистые растения не могут существовать вследствие незначительного количества осадков, летней засухи, низких температур, засоленности, токсичности или крайней олиготрофности почвы. Эти факторы выступают либо отдельно, либо в различных комбинациях. В тропических и субтропических полупустынных районах с летними дождевыми осадками климат одинаково благоприятствует произрастанию злаков и деревянистых растений. Злаки здесь занимают песчаные почвы, а деревянистые растения — скалистые и каменистые местообитания.

Наиболее обширные пространства кустарниковые и кустарничковые сообщества (shrubland) занимают в области Карру—Намиб. Они представлены высокими кустарниками *Dodonaea viscosa*, *Nymania capensis*, *Pappea capensis*, *Rhus undulata*, *Ehretia rigida*, *Boscia albitrunca*, *B. foetida*, *Acacia erioloba*, *A. redacta*, *Parkinsonia africana* и другими видами — всего около 100; карликовыми кустарничками примерно 25 см выс. виды родов *Aster*, *Berkheya*, *Didelta*, *Euryops*, *Garuleum*, *Galenia*, *Hermannia*, *Selago*, *Sutera*, *Barleria*, *Hibiscus*, а также суккулентными видами — *Euphorbia avasmontana*, *E. mauritanica*, *E. gummifera*, *E. gregaria*, виды родов *Ruschia*, *Anacampseros*, *Crassula*, *Aloe* и др.

Хорошо известные средиземноморские кустарниковые формации маквис и гаррига являются почти полностью вторичными.

5. Злаковники — grassland.

Это травяной тип растительности, в котором доминируют злаки.

Видовой состав злаков Африки богат и разнообразен (на континенте насчитывается свыше 1000 видов). Доминирующие виды могут достигать трех и более метров в высоту (*Pennisetum purpureum*, виды родов *Cymbopogon*, *Hyparrhenia*). В более влажных частях тропической Африки злаки обычно многолетние. Однолетние злаки предпочитают более сухие территории, где иногда доминируют. Злаки весьма разнообразны по форме роста. Одни из них стелются или образуют дернину и формируют плотный ковер, как например *Cynodon dactylon*. Многие виды имеют пучковидную форму, характерную для растений с безлистными стеблями (*Loudetia simplex*), есть виды плотно облиственные (*Hyparrhenia*). Некоторые виды (например, *Schismus barbatus*) формируют крупные листовые розетки у основания. Другие (например, виды *Schizachyrium platyphyllum*) имеют хорошо развитые корневища, из которых поднимаются вверх одиночные или многочисленные стебли. В Африке чистые злаковники непосредственно контактируют с сильно разреженными древесными сообществами, в переходной полосе в строении злаковников принимают участие древесные виды. Для облегчения картирования автор относит все сообщества, в которых древесные растения составляют не более 10 % общего покрытия, к злаковникам, а сообщества, где деревья составляют 10—40 % общего покрытия, — к облесенным злаковникам, которые являются промежуточным типом между злаковниками и редколесьем. Облесенные злаковники как зональный тип широко распространены в сухих частях тропической Африки.

6. Облесенные злаковники — wooded grassland.

Это зональная растительность на глубоких песчаных почвах тропических и субтропических регионов, где осадки выпадают летом и их годовая сумма составляет 250—500 мм («саванна», по определению Вальтера). Равномерно рассеянные группки или одиночные деревянистые растения покрывают здесь от 10 до 40 % поверхности. Они представлены деревьями, кустарниками, карликовыми деревьями (как, например, *Acacia drepanolobium*), пальмами.

Облесенные злаковники широко распространены в южной (более влажной) части Сахеля (характерные виды трав — *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis*, *Aristida stipoides*, *Tragus racemosus*, *Andropogon gayanus*; деревянистых растений — *Acacia tortilis*, *A. laeta*, *Commifora africana*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Maerua crassifolia*) и в более влажных частях Калахари — в переходной зоне Калахари—Высокий Вельд (деревянистые виды — *Acacia erioloba*, *A. fleckii*, *A. hebeclada*, *A. luederitzii*, *A. tortilis*, *Terminalia sericea*; в травяном ярусе — *Anthephora argentea*, *Digitaria pentzii*, *Eragrostis biflora*, *E. ciliaris*, *E. pallens*, *Panicum kalaharense*). При увеличении среднегодового количества осадков (более 500 мм в год) облесенные злаковники замещаются редколесьями, а там, где осадков выпадает от 100 до 250 мм, на глубоких песчаных почвах произрастают чистые злаковники.

7. Пустыни — deserts (и полупустыни — semideserts).

Пустынную растительность, по мнению автора, невозможно классифицировать по физиономическим признакам, так как она представлена несколькими физиономическими типами, которые быстро сменяются в пространстве. В некоторых местообитаниях растительность представлена в основном комплексами экологически различных сообществ: псаммофитных, хазмофитных, галофитных («микромозаикой», по автору).

Сложность этих гетерогенных категорий обусловливает невозможность применения простой физиономической классификации. Поэтому чаще сообщества пустынь характеризуются автором по физико-географическому положению или эдафическим условиям.

Для переходной зоны Сахары, которая вся занята пустынной растительностью, характерны следующие виды песчаных местообитаний: *Stipagrostis pungens*, *Cornulaca monacantha*, три вида рода *Calligonum*, *Retama retam*, *Genista saharae*, *Leptadenia pyrotechnica*, *Asthenatherum forskalii*, *Plantago ciliata*, *Monsonia nivea*, *Ifloga spicata* и другие; для каменистых (галечниковых) пустынь этой зоны характерны *Forsskålea tenacissima*, *Asteriscus graveolens*, *Salvea aegyptiaca*, *Anabasis articulata*, виды родов *Aristida*, *Stipagrostis*, *Enneapogon*.

Пустынная растительность распространена также в региональном центре Карру—Намиб (пустыня Намиб). Здесь в песчаной пустыне встречаются *Barleria solitaria*, *Ectadium virgatum*, *Indigofera cunenensis*, *Merremia multisecta*, *Petalidium angustifolium*, *Salsola aphylla*, злаки — *Stipagrostis ramulosa*, *Eragrostis cyperoides*; а в галечниковых (каменистых) пустынях — *Psilocaulon salicornioides*, *Mesembryanthemum cryptanthum*, *Drosanthemum luederitzii*, *Zygophyllum simplex* и злаки — *Stipagrostis hermannii*, *S. namibensis*, *S. subacaulis*.

8. Афроальпийская растительность (afroalpin vegetation).

Это растительность высокогорий тропической Африки, периодически испытывающая воздействие ночных заморозков и физиономически очень разнообразная. Почти половина цветковых растений имеет специализированные формы роста. Это — гигантские розеточные растения (большинство видов родов *Lobelia* и *Senecio*), достигающие 6м выс.; дерновинные злаки и осоки с нитевидными ксероморфными листьями; бесстебельные розеточные растения; склерофильные кустарники и полукустарники, подушковидные растения. Встречаются 2 вида мхов: *Grimmia campestris* и *G. ovalis*; лишайник из рода *Parmelia* типа *Parmelia vagans* и один вид водорослей — *Nostoc commune*.

II группа — переходные локальные формации (transitional formations of local extent)

9. Скрэбовый лес — scrub forest.

По своей структуре скрэбовый лес занимает промежуточное положение между настоящим лесом и кустарниковыми сообществами (bushland) и часто формирует экотон между этими формациями. Обычно деревья в нем достигают 10—15 м выс. Они имеют хорошо выраженные стволы, но не формируют сомкнутого полога, а в строении сообществ такого леса значительное участие принимают кустарники. В большинстве типов скрэбового леса, растущего в низменностях тропической и субтропической Африки, присутствуют кактусовидные деревья рода *Euphorbia* или более редкие виды рода *Elaeophorbia*, иногда древовидные алоэ. В переходных зонах Сахель и Средиземноморско-Сахарской встречаются типы скрэбового леса с доминированием в них так называемых кустарниковых деревьев — с невыраженным центральным стволом, как *Argania spinosa* и *Olea laperrinei*.

10. Редколесья переходного типа (transition woodland).

Первоначально этот термин употреблялся по отношению ко вторичной растительности с участием огнестойких видов, образующейся на лесных местообитаниях в последующий за пожаром период их зарастания. Кроме того, этим термином определяется растительность, занимающая экотоны между лесом и настоящими редколесьями.

11. Скрэбовые редколесья — scrub woodland.

Скрэбовые редколесья занимают промежуточное положение между настоящими редколесьями и кустарниковыми зарослями (bushland). В них доминируют низкорослые деревья, иногда не выше 3 м, относящиеся к типичным для редколесий видам, и обильны кустарниковые виды.

III группа — гидрофильные формации (edaphical formations)

12. Мангровая растительность (mangrove).

Это — деревья и кустарники периодически затопляемой приморской полосы, имеющие воздушные корни, например *Rhizophora*.

13. Травяные пресноводные болота и водная растительность (herbaceous fresh-water swamp and aquatic vegetation).

Сюда относится растительность аккумулирующих воду депрессий, так называемые тростниковые болота, и мелководные окраины озер, с доминированием гигантской осоки *Cyperus papyrus* и видов родов *Miscanthus*, *Phragmites* и *Typha*, местами папоротников. Для большей глубины характерны свободноплавающие злаки, главным образом *Vossia cuspidata*, *Paspalidium geminatum*, *Panicum repens*.

14. Засоленные болота (saline and brackish swamp).

Растительность засоленных болот физиономически разнообразна, для них типичен злак *Diplachne fusca*, который произрастает на плоских засоленных озерах, достигает 2 м выс. и занимает многокилометровые пространства, для обсыхающих болот — *Sporobolus spicatus*, *Psilolemma jaegeri*, а также виды рода *Tamarix* и другие виды.

IV группа — локальные формации (formations of distinct physiognomy but restricted distribution)

15. Бамбуковые заросли (bamboo) — единственная формация этой группы.

Бамбуки — гигантские злаки с деревянистыми стволами, достигающие 20 м выс., образуют местами почти чистые насаждения, а иногда встречаются рассеянно среди другой растительности. Африке свойственны 4 вида бамбука, относящиеся к трем родам, это — *Arundinaria alpina*, *A. tesselata*, *Oreobambos buchwaldii*, *Oxytenanthera abyssinica*, и встречается также интродуцированный во флору Африки вид *Bambusa vulgaris*.

V группа формаций — вторичная растительность (unnatural vegetation) представлена также единственной формацией

16. Антропогенные ландшафты (antropic landscapes).

Сюда относятся районы древнего земледелия, локализованные в Средиземноморском регионе и Средиземноморско-Сахарской переходной зоне, а также огромные пространства возделываемых земель, окружающие крупные города в тропической Африке, на севере Суданского региона.

Хотя автор указывает, что легенда целиком основана на физиономической классификации растительности, однако выдержать этот принцип на всех уровнях ему не удалось в силу ограниченных возможностей физиономической классификации. Для выделения низших подразделений растительности: гомогенных — групп формаций, гетерогенных — мозаик (их 80), наряду с физиономическим критерием использованы в отдельных случаях эдафический, климатический и флористический, однако ботаническая характеристика с указанием доминирующих видов в каждом номере легенды отсутствует.

Очень часто для характеристики выделов использованы ландшафтные категории: так, например, № 71 — реги, гаммады, вади; № 74 — пустыня Намиб и целый ряд других. Тремя номерами показана азональная растительность, включающая болотную и водную, галофитную и мангровую. Сельскохозяйственные угодья даны слишком обобщенно, с указанием только их географической принадлежности.

Для показа растительности использованы 11 основных красок различного тона (от синего цвета, принятого для влажных типов, до оранжевого — для аридных). Однородная растительность показана сплошной заливкой. Мозаика изображена двуцветными (или трехцветными) полосами, цвета которых соответствуют сочетающимся гомогенным выделам. Горная растительность обозначена черной штриховкой.

Следует отметить, что использование Уайтом физиономической классификации привело к показу слишком крупных выделов, что сделало карту менее информативной, чем, например, соответствующая карта во ФГАМе, [1] в основу составления которой был положен географо-генетический принцип классификации растительности, разработанный В. Б. Сочавой. На ней в масштабе, в 4 раза меньшем, чем масштаб рассматриваемой карты, выделов в 2 раза больше.

На составленной Уайтом карте растительности нанесены границы флористических регионов, которые выделены на основе богатства эндемичной флоры. Всего выделено 20 регионов, объединенных в 4 типа.

Первый тип включает в себя так называемые региональные центры эндемизма, которые представляют собой фитохории сплошного простирания, содержащие более 50 % эндемичных видов, причем общее число видов превышает 1000. Всего на Африканском континенте 7 региональных центров эндемизма. Приведем их краткие характеристики.

I. Гвинейско-Конголезский (Guineo-Congolian). Флора насчитывает свыше 8000 видов, из которых более 80 % — эндемики. Эндемичные семейства: *Dioncophyllaceae*, *Hoplestigmataceae*, *Huaceae*, *Medusandraceae*, *Octoknemaceae*, *Pandaceae*, *Pentadiplandraceae* и *Scytopetalaceae*. Более 1/4 представленных родов — эндемики.

II. Замбезийский (Zambezian). Во флоре около 8500 видов, из которых эндемиков 54 %. Эндемичные семейства отсутствуют. Эндемичных родов мало, это — *Bolusanthus*, *Cleistochlamus*, *Colophospermym*, *Diplorhynchus*, *Pseudolachnostylis* и *Viridivia*.

---

[1] Карта растительности Африки. М 1 : 20 000 000. — В кн.: Физико-географический атлас мира. М.: ГУГК, 1964, с. 130—131.

III. Суданский (Sudanian). Во флоре около 2750 видов, из которых 1/3 — эндемики. Эндемичные семейства отсутствуют. Эндемичные роды: *Butyrospermum*, *Haematostaphis*, *Pseudocedrela*.

IV. Сомали и страны Масаи (Somali—Masai). Флора насчитывает около 2500 видов, из которых 1/2 — эндемики. Эндемичное семейство — *Dirachmaceae*. Эндемичных родов 50, в числе их *Allmaniopsis*, *Arthrocarpum*, *Bottegoa*, *Calyptrotheca*, *Capitanya*, *Cephalopentandra* и др.

V. Капский (Cape). Флора насчитывает около 7000 видов, из которых свыше 1/2 — эндемики. Эндемичные семейства: *Bruniaceae* (12 родов, 75 видов), *Geissolomataceae* (1 вид), *Grubbiaceae* (2 рода, 5 видов), *Penaeaceae* (5 родов, 25 видов), *Retziaceae* (1 вид), *Roridulaceae* (1 род, 2 вида), *Stilbaceae* (5 родов, 12 видов). Эндемичных родов около 210.

VI. Карру—Намиб (Karoo—Namib). Во флоре около 3500 видов, из которых более половины — эндемики. Эндемичное семейство — *Welwitschiaceae* (1 вид — *Welwitschia bainesii*). Другие характерные семейства: *Asclepiadaceae*: *Stapelieae* (6 эндемичных родов и 160 эндемичных видов), *Aizoaceae* (95 эндемичных родов и около 1500 эндемичных видов), кроме того, еще около 60 эндемичных родов.

VII. Средиземноморский (Mediterranean). Флора насчитывает около 4000 видов. Примерно 72 % из них — эндемики Средиземноморья, а собственно североафриканские эндемики составляют 20 %. Эндемичных семейств нет. Эндемичных родов — около 250, из которых не все являются строгими эндемиками. Роды более широкого ареала имеют свыше 50 эндемичных видов в этом регионе: *Arbutus unedo*, *Cedrus atlantica*, *Laurus nobilis*, *Quercus coccifera*, *Q. ilex* и др.

Все перечисленные выше флористические выделы отвечают названным требованиям, за исключением Суданского, статус которого до настоящего времени окончательно не установлен.

Вторая и третья группы фитохорий содержат по одному флористическому региону и отличаются прерывистостью простирания, за что автор называет их архипелагоподобными. К ним относятся нижеследующие.

VIII. Афрогорный (Afromontane) центр островного эндемизма. Его флора насчитывает около 4000 видов, из которых 3000 видов эндемичных (или субэндемичных). Эндемичные семейства или близкие к ним по ареалам: *Barbeyaceae*, *Oliniaceae*. Эндемичные роды: 1/5 всех древесных родов (*Afrocrania*, *Balthasaria*, *Ficalhoa*, *Hagenia*, *Kiggelaria*, *Leucosidea*, *Trichocladus*, *Xymalos* и др.).

К этому «центру эндемизма» Уайт относит растительность средней части склонов (в широком понимании) крупных горных массивов Восточной и Юго-Восточной Африки, а также гор Лома и Тинги-Хиллз на западе (в Сьерра-Леоне). В зависимости от целого ряда факторов нижняя граница Афрогорного центра эндемизма поднимается от нескольких сот метров над уровнем моря на юге до 2000 м в тропиках; верхняя его граница является границей следующего — Афроальпийского — региона.

IX. Афроальпийский (Afroalpine) центр крайней флористической бедности. Эта флористическая область охватывает растительность высокогорного пояса тех же высочайших горных стран Африки (горы Рувензори, Вирунга, Элгон, Кения, Абердара, Килиманджаро, Меру), она резко отличается от нижележащей растительности Афрогорной области и начинается с ее верхней границы.

В целом флора этой области очень бедна, насчитывает около 280 видов для гор Восточной Африки, эндемичных родов нет и очень мало видов, которые не заходили бы в нижележащий Афрогорный пояс.

Последняя, четвертая группа фитохорий включает в себя переходные зоны и так называемые региональные мозаики.

Переходные зоны разделяют региональные центры эндемизма, сравнимы с ними по величине и характеризуют постепенную смену одной флоры другой. Флора их бедна эндемиками. Наиболее сложный переход — от средиземноморской флоры к тропической — осуществляется в трех региональных переходных зонах (XVI — Сахель, XVII — Сахара, XVIII — Средиземноморско-Сахарская).

Региональные мозаики — это также переходные зоны, но более сложного строения, так как в них флористический переход осложнен наложением мозаики (сочетания) различных физиономически типов растительности.

X. Гвинейско-Конголезская/Замбезийская (Guinea-Congolia/Zambezia), т. е. переходная между I — Гвинейско-Конголезским — и II — Замбезийским — центрами эндемизма.

Во флоре не более 2000 видов, очень мало эндемиков (14 видов — 1.6%), 841 вид зарегистрирован из района Каниама (Kaniama), 31.4 % — замбезийские виды и 31.3 % — гвинейско-конголезские.

XI. Гвинейско-Конголезская/Суданская (Guinea-Congolia/Sudania), т. е. переходная между I — Гвинейско-Конголезским — и III — Суданским — центрами эндемизма.

Флора насчитывает меньше 2000 видов. Существует несколько эндемичных видов для высотного пояса 700—1000 м над ур. м. (приподнятый район Гвинеи и Сьерра-Леоне), в том числе *Bafodeya benna*, *Fleurydora felicis*, *Diospyros feliciana*.

XII. Озеро Виктория (Lake Victoria).

Флора насчитывает не более 3000 видов, из которых очень мало эндемиков. Эндемичных родов нет.

XIII. Занзибар—Инхамбанэ (Zanzibar—Inhambane). Во флоре насчитывается около 3000 видов. Эндемичные роды: *Cephalosphaera*, *Englerodendron*, *Grandidiera*, *Stuhlmannia*. Эндемичных видов несколько сотен, точное количество их известно только для древесных растений: 92 вида (48.4 %) из зарегистрированных 190.

XIV. Калахари—Высокий Вельд (Kalahari—Highveld). Флора насчитывает около 3000 видов. Большинство из них заходит в пограничные районы из соседних фитохорий. Эндемичных видов мало. Сравнительно мало видов, характерных именно для этого региона. Особенно бедна флора Южного Калахари.

XV. Тонголенд—Пондоленд (Tongoland—Pondoland). Во флоре около 3000 видов, более 200 из них — крупные древесные виды, приблизительно 40 % от общего числа — эндемики. Из 20 эндемичных древесных родов назовем *Anastrabe*, *Bachmannia*, *Burchellia*, *Ephippiocarpa*, *Galpinia*, *Harpephyllum*, *Hippobromus*, *Jubaeopsis*, *Loxostylis*, *Pseudosalacia*, *Rhynchocalyx*, *Stangeria*, *Umtiza*.

Флора этого региона имеет 7.6 % общих видов с Занзибар-Инхамбанским регионом, 20 % замбезийских видов, 8.7 % — афрогорных, 5.1 — гвинейско-конголезских, 2.5 — общих с Карру—Намиб, 1.5 — с приподнятыми территориями тропической Африки.

XVI. Сахель (Sahel) между III — Суданским центром эндемизма — и XVII — Сахарой.

Флора насчитывает 1200 видов, из которых строгих эндемиков менее 40 видов (3 %): *Ammannia gracilis*, *Chrozophora brocchiana*, *Farsetia stenoptera*, *Indigofera senegalensis* и др. Сюда же входят горные виды. Эндемичные роды и семейства отсутствуют.

XVII. Сахара (Sahara). Во флоре 1620 видов, из которых 11.6 % — эндемики, еще 22.7 % видов встречается, кроме Сахары, в Аравии.

Имеется 16 эндемичных родов, в том числе *Foleyola*, *Monodiella*, *Nucularia*, *Tibestina*, *Warionia* и др. Эндемичных семейств нет.

XVIII. Средиземноморско/Сахарская (Mediterranean/Sahara) — переходная между VII — Средиземноморским центром эндемизма — и XVII — Сахарской областью. Флора сравнительно бедная, не более 2500 видов. Эндемиков мало: монотипный род *Argania*, такие виды, как *Acacia gummifera*, *Euphorbia resinifera*, *E. beaumierana*, *E. echinus*, и др. Около 100 эндемичных видов локализованы в районе Джебель Акдар (Ливия): *Arbutus pavarii*, *Crocus boulosii*, *Cyclamen rohlfsianum* и др.

Для Мадагаскара выделены 2 региональных центра эндемизма.

XIX. Восточномадагаскарский (East Malagasy). Занимает территорию от Центрального водораздельного хребта на восток до побережья и на запад до горизонтали 800 м над ур. м. Флора насчитывает 6100 видов, из них 4800 (78.7 %) являются эндемиками. Из 1000 представленных родов 160 (16 %) эндемичны.

XX. Западномадагаскарский (West Malagasy). Занимает западное побережье Мадагаскара от уровня моря до горизонтали 800 м над ур. м. Во флоре встречается 2400 видов, среди них 1900 (79.2 %) эндемиков. Из 700 родов 140 (20 %) эндемичны.

В целом для Мадагаскара свойственны 9 эндемичных семейств (*Asteropeiaceae*, *Didiereaceae*, *Didymelaceae*, *Diegodendraceae*, *Geosidiraceae*, *Humbertiaceae*, *Sphaerosepalaceae*, *Sarcolaenaceae*, *Medusagynaceae*) и 240 эндемичных родов.

Границы и номера вышеперечисленных фитохорий нанесены на карте растительности одним цветом и не затрудняют ее прочтение.

Самый крупный раздел книги и посвящен подробному описанию каждой фитохории по следующему плану: географическое положение и площадь, геология, физгеография, климат, флора и развернутая характеристика растительности по картируемым единицам. Для каждого основного типа растительности, описанного внутри флористического региона, даны ссылки на источники использованных материалов, приведены фотографии и профильные диаграммы (где они имеются), указаны основные синонимы. Кроме перечисленных, приведены краткие характеристики еще двух номеров легенды.

XXI. Другие океанические острова. Этот регион включает основные острова, лежащие между материком и срединными хребтами Атлантического и Индийского океанов. Для них характерны нарушенность естественной флоры и значительное количество интродуцентов.

XXII. Азональная растительность. Описана растительность мангровых зарослей, засоленных и пресноводных болот.

В легенде картируемые единицы группируются по физиономическому принципу, тогда как в тексте они объединены по флористическим регионам, в которых они встречаются. Легенда позволяет сравнивать растительность Африки с растительностью других материков, в то время как текст дает возможность разобраться в сложных пространственных и динамических взаимосвязях. Совмещенный показ хорологических и геоботанических выделов на единой карте значительно повышает ее информативность, дает возможность проанализировать связи современного растительного покрова с историческими особенностями формирования флоры на Африканском континенте.

Карта, пояснительный текст и безусловно сама новейшая библиография, включающая 2400 литературных источников, в числе которых и новейшие картографические работы, представляют исключительную ценность для флористов, геоботаников и географов, чьи интересы связаны с Африканским материком.

И. Т. Федорова, И. Ю. Сумерина.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XII 1987.

ХРОНИКА

УДК (063) : 58

XIV МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС
(24 VII—1 VIII 1987 г., Западный Берлин)

R. G. BUTENKO, E. Ts. GABRIELIAN, M. F. DANILOVA,
V. V. ROSHCHINA, K. M. SYTNIK, A. L. TAKHTAJAN.
THE XIVth INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (24 VII—1 VIII 1987, WEST BERLIN)

С 24 VII по 1 VIII 1987 г. в Западном Берлине состоялся XIV Международный ботанический конгресс (XIV МБК), организованный под эгидой Международного союза биологических наук (International Union of Biological Sciences) при поддержке сената Берлина и Немецкого исследовательского общества (Deutsche Forschungsgemeinschaft). В организации конгресса принимали участие также 20 различных правительственных, научных и коммерческих организаций, а финансировали его 22 фирмы.

Организационный комитет XIV МБК: президент — профессор K. Esser, генеральный секретарь — W. Greuter, члены оргкомитета — H.-D. Behnke, W. Haupt, O. Kandler, H. Sukopp, B. Zimmer. Почетный президент — F. A. Stafleu (Нидерланды). Почетные вице-президенты — представители разных стран: Великобритании, Дании, Израиля, Китая, Норвегии, Польши, СССР (Э. Ц. Габриэлян), США, Франции, ФРГ, ЮАР, Японии.

Основной целью конгресса было подведение итогов деятельности ботаников мира за период, прошедший со времени XIII МБК (1981 г.), и объединение усилий по дальнейшему изучению актуальных проблем ботаники, направленных на приумножение и сохранение растительных ресурсов земного шара. Принимая во внимание исключительно большое значение лесов и лесных насаждений как основы всей жизни на Земле и учитывая возросшую роль ботаников и ботанических учреждений по изучению лесных экосистем, их охране, рациональному использованию, организаторы конгресса придали ему экологическую направленность — XIV МБК проходил под девизом «Леса мира».

В работе XIV МБК приняли участие свыше 4500 ботаников из более чем 90 стран. Из СССР в работе конгресса участвовал 21 человек: 10 делегатов (академик А. Л. Тахтаджян, чл.-кор. АН СССР Л. Н. Андреев и Р. Г. Бутенко, академик АН УССР К. М. Сытник, академик АН БССР В. И. Парфенов, чл.-кор. АН УССР Ю. Ю. Глеба, чл.-кор. АН ГССР Г. Ш. Нахуцришвили, доктор биологических наук Л. И. Малышев, кандидаты биологических наук В. В. Рощина и И. А. Чернов) и 11 научных туристов из различных научных учреждений страны (доктора биологических наук З. М. Азбукина, Т. Б. Батыгина, Е. А. Ваганов, Э. Ц. Габриэлян, М. Ф. Данилова, В. В. Мазинг, С. С. Харкевич, кандидаты биологических наук О. Г. Абдаладзе, Л. Н. Абышева, А. Н. Говорунов, В. И. Осипов). Руководитель делегации — А. Л. Тахтаджян.

Делегация советских ботаников активно участвовала в работе XIV МБК. Почти все делегаты и научные туристы выступили с докладами на симпозиумах или стендовых сессиях. Наши ботаники принимали участие в работе тематических секций, научных дискуссиях, заседаниях различных международных биологических ассоциаций и обществ. Было прослушано много докладов и общеконгрессных лекций. В личных контактах со своими зарубежными коллегами обсуждали вопросы обмена научными материалами и литературой, а также возможности научного сотрудничества.

Структура работы конгресса

Все заседания конгресса проходили в Международном конгрессном центре (International congress centre).

Программа конгресса включала 2 пленарных заседания, посвященных открытию конгресса (24 июля), его закрытию и обсуждению резолюции (1 августа).

На конгрессе были прочитаны 24 обзорные лекции по наиболее актуальным проблемам ботаники, включая такие современные направления в биологии, как молекулярная биология, биотехнология и генная инженерия; ряд лекций был посвящен общеботаническим вопросам — биохимической эволюции растений, эволюции клетки эукариотов, внутреннему контролю морфогенеза растений. Большое число лекций было посвящено проблемам загрязнения лесных экосистем, состоянию тропических лесов, катастрофическому положению лесных насаждений в Центральной Европе и Тихоокеанском регионе.

Научная программа конгресса отражала практически все направления исследовательских работ. Тематически она была разделена на 6 секций:

1. Метаболическая ботаника.
2. Развитие растений.
3. Генетика и растениеводство.
4. Структурная ботаника.
5. Систематика и эволюция растений.
6. Экологическая ботаника.

Программой было предусмотрено 327 симпозиумов, 127 постерных (стендовых) сессий, множество заседаний ряда комиссий, круглых столов и т. д.; 4 из 6 рабочих дней конгресса были «длинными» — заседания продолжались с 8 ч 30 мин. до 22 ч, с короткими перерывами.

Секция 1. Метаболическая ботаника

На 30 симпозиумах этой секции было представлено 235 устных и 319 стендовых докладов.

Советскими участниками сделано 5 докладов: **Р. Г. Бутенко** — «Генетические и физиологические подходы к увеличению выхода некоторых ценных продуктов путем культивирования клеток растений» (симпозиум «Вторичные продукты растений и биотехнология»), **И. А. Чернов** — «Изменения pH в среде *Elodea canadensis*» (симпозиум «Физиология водных макрофитов»), **В. В. Рощина** — «Холинэргическая система хлоропластов высших растений» (постерная сессия «Биоэнергетика растений»), **В. И. Осипов** — «О путях онтогенеза фенольных соединений у хвойных» (постерная сессия «Метаболизм и его регуляция»), **Х. Мийдла** — «Регуляция синтеза лигнина в стеблях пшеницы» (постерная сессия «Вторичные продукты растений»).

Обзорный анализ полученной информации дает основание выделить новые направления, сформулированные в последние годы, в основном по двум проблемам: адаптация энергетических и метаболических процессов в растениях к изменению окружающей среды и роль продуктов метаболизма в функционировании растений.

Проблема адаптации рассматривается с новых позиций, в основном на клеточном и молекулярном уровнях. Исследования сводятся к познанию механизмов регуляции процессов, поиску конкретных регуляторов и чувствительных к ним систем. Новым подходом к решению поставленных задач стало применение представлений и методов, использующихся в физиологии животных. Получили распространение электрофизиологические эксперименты и применение блокаторов ионных каналов и др. Стало внедряться понятие о существовании в клеточных мембранах чувствительных рецепторов и ионных каналов как основных регуляторных систем.

Многие доклады обсуждали регуляцию активности ферментов ассимиляции CO_2 (**G. Lorimer**, США; **C. B. Osmond**, Австралия) и нитратов (**N. Tolbert**, США; **J. Servaites**, Франция; **J. Schwen**, ФРГ). Особое внимание уделено механизмам фотоингибирования фотосинтеза у теневыносливых растений. Один из них состоит в потере ионов Mg^{++}, необходимого для нормальной фиксации CO_2 (доклад **G. Gornik**, Франция). Участками повреждения могут быть фотосистема 2 (доклад **B. Demming**, ФРГ) и железо-серосодержащий белок (доклад

K. Inoue, Япония). В ряде докладов рассматриваются защитные приспособления хлоропластов от повреждения высокими интенсивностями света.

Вопросам регуляции энергетических процессов были посвящены сообщения на симпозиумах «Физиология цианобактерий» и «Работа устьиц и физиология желез». Испанские исследователи **C. Gómez-Moreno** и **M. Filat** обнаружили новый механизм регуляции фотосинтеза светом за счет различной каталитической активности изоформ ферредоксин—НАДФ—оксидоредуктазы. Заслуживает внимания работа **I. Dahse** из ГДР, который с помощью ингибитора сопрягающего фактора хлоропластов тентотоксина доказал необходимость участия энергии фотофосфорилирования для нормального функционирования устьиц.

Особо следует остановиться на работе симпозиума «Вторичные продукты растений и биотехнология». Его организаторами были известные специалисты в области изучения особенностей вторичного метаболизма растений профессора М. Ценк (M. Zenk, Институт фармацевтической ботаники, Мюнхен) и М. Табата (M. Tabata, факультет фармации Университета в Киото, Япония).

Доклады на этом симпозиуме были посвящены особенностям биологии культивируемых клеток и тканей высших растений в связи с использованием их в промышленных биотехнологиях в качестве продуцентов экономически важных (в первую очередь для медицины) вторичных продуктов растительного происхождения. В докладе **Y. Fujita**, представителя отдела биотехнологии японской фирмы «Митсуи—Петролиум», были обсуждены возможности получения и использования клеточного штамма — сверхпродуцента растения воробейника, синтезирующего антисептическое красящее вещество фенольной природы — шиконин.

В докладе **Р. Г. Бутенко** рассказывалось о возможности создания клеточных штаммов диоскореи — продуцента стероидных сапонинов — и женьшеня — продуцента панаксозидов — методами клеточной селекции с использованием генетических изменений — мутагенеза и сомаклональных вариаций, различающихся между собой не только количеством искомых продуктов, но и их разнообразием. Были продемонстрированы коммерческие продукты, полученные на основе выращивания клеточных масс женьшеня промышленным способом.

В докладе представителя исследовательского отдела известной швейцарской фармацевтической фирмы «Циба—Гейги» доктора **W. Wehrli** с сотрудниками были показаны интересные подходы к созданию коллекции клеточных культур редких, с пониженной ростовой активностью альпийских растений, продуцирующих важные для медицины соединения.

Сотрудник Института фармацевтической биологии **M. Rüffer** (Мюнхен) сделала интересный биохимический доклад, показавший возможность изучения активности ферментов синтеза протоберbegin.

Секция 2. Развитие растений

В центре внимания этой секции был комплекс сложных современных проблем в изучении развития растений. Заслушано 334 доклада на 46 симпозиумах и постерных сессиях. Обсуждались молекулярные основы развития растений, внутренние и внешние факторы, регулирующие развитие: полярность, перераспределение ионов, кальций как регулятор роста и развития, фитогормоны, биоритмы; свет, температура, гравитация. Специальный симпозиум был посвящен развитию растений в экстремальных условиях.

В последнее время сделано несколько важных открытий в области внутренних факторов, управляющих развитием. В частности, в лаборатории известного американского биохимика R. Albersheim открыта новая группа биологически активных веществ, названных олигосахаринами. Вещества этой группы обладают широким спектром физиологического действия, принимая участие, в частности, в процессах роста и развития. Интенсивно разрабатывается также представление о роли кальция как второго (после гормонов) сигнального фактора, действующего в нескольких системах, управляющих развитием. В этой связи хотелось бы отметить общеконгрессную лекцию **T. Sachs** (Израиль), где развитие растений трактуется как использование клеточной памяти и ограниченной компетенции в выборе программы развития под влиянием внутренней для организма системы сигналов. Важным условием действия является векторный характер таких сигналов.

Докладов советских ученых на этой секции не было, хотя, разумеется, в нашей стране ведутся работы по этой тематике и есть немалые успехи в области изучения фитогормональной регуляции развития растений.

Секция 3. Генетика и растениеводство

Генетика растений — чрезвычайно быстро прогрессирующая область исследования, теснейшим образом связанная с решением практических задач растениеводства. Следует отметить, что значительная часть проблем, затронутых в 333 докладах, прочитанных и обсужденных на XIV МБК по этому разделу науки, вообще не рассматривалась на предыдущих ботанических конгрессах.

В области генетики растений конгресс отразил наибольшие достижения в понимании механизмов жизнедеятельности растительных организмов, полученные с применением технологии рекомбинантных ДНК и клеточных технологий. Благодаря приемам генетической инженерии сделаны решающие шаги в понимании тонкой организации генов, организации и экспрессии растительного генома, регуляции активности генов факторами внешней среды и в связи с развитием механизмов онкогенной трансформации клетки, генетического контроля симбиотической азотфиксации, ядерно-плазматических и ядерно-органелльных взаимоотношений.

С помощью слияния нормальных соматических и облученных клеток впервые получены фертильные асимметричные гибридные растения, сочетающие в себе генетический материал видов, принадлежащих различным семействам. У нас в стране (Ю. Ю. Глеба, Киев) впервые синтезированы гибриды, сочетающие геном и пластом видов различных триб; такие растения оказались фертильными. Другим исследователям удалось отобрать формы с рекомбинантными хлоропластными ДНК, сочетающими гены табака и картофеля. Получен целый ряд межвидовых соматических гибридов, представляющих собой ценный исходный селекционный материал.

Среди самых впечатляющих достижений биотехнологии следует назвать создание растений, устойчивых к гербицидам — глифосфату (общеконгрессная лекция **D. von Wettstein**, Дания) и сульфонилмочевине, а также к некоторым вирусам и насекомым (лекция **L. Bogorad**, США).

Задачи биотехнологии в связи с растениеводством обсуждались на нескольких симпозиумах. В ряде стран с помощью биотехнологии достигается значительное повышение выхода кормового белка при культивировании бобовых растений.

Специальный симпозиум был посвящен тритикале — гибриду пшеницы и ржи, возникшему как ботанический курьез и унаследовавшему лучшие качества того и другого «родителя», благодаря чему он стал одной из перспективных зерновых культур, возделываемых в настоящее время в 30 странах. Ведутся дальнейшие изучение и селекция с целью преодоления еще не устраненных некоторых отрицательных его качеств.

Несколько симпозиумов в рамках этой секции было посвящено проблемам собственно генетики: «Геном и структура гена», «Организация хроматина», «Физические аспекты генной регуляции», «Дифференциальная репликация ДНК» и др.

Секция 4. Структурная ботаника

Структура растений обсуждалась на всех уровнях — от молекулярного до организменного. На 40 симпозиумах и множестве постерных сессий было прочитано 330 докладов.

Среди проблем молекулярной организации растительной клетки можно выделить две: «Структура и формирование клеточных оболочек» и «Цитоскелет и его роль в морфогенезе клетки». Обе проблемы имеют отношение к клеточному росту и морфогенезу и заняли в последнее десятилетие одно из ведущих мест среди наиболее актуальных вопросов, на разработке которых сосредоточены усилия ряда биохимических и цитологических лабораторий. Современный прогресс в изучении клеточной оболочки связан прежде всего с разработкой проблемы биогенеза целлюлозы. Открыты целлюлозосинтезирующие комплексы, действующие на уровне цитоплазматической мембраны, что способствовало приближению к пониманию механизмов, обеспечивающих полимеризацию целлюлозных молекул, связывание их с полисахаридами матрикса и их распределение в клеточных оболочках растущих клеток и при вторичных утолщениях оболочек. Разработка этих проблем имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Особый интерес вызвал ряд докладов, освещающих новое направление в изучении морфогенеза, которое его основатель доктор **P. B. Green** (США) сформулировал в названии своего доклада «От микротубул и целлюлозы к листьям и филлотаксису». Делается попытка объяснить закономерности формообразовательной активности меристем взаимодействием механических, гидродинамических, гормональных и других факторов, действующих в меристематических клетках конуса нарастания на скелетную систему, а через нее — на структуру целлюлозного каркаса клеточных оболочек, изменение конфигурапии которого предопределяет локализацию центров органообразования и в конечном итоге особенности листорасположения, свойственные тому или иному виду растений.

Интерес к цитоскелетным компонентам клетки возник давно, но широкий размах эти работы приобрели в последнее время в связи с разработкой новых подходов к их изучению. Среди них наиболее важными являются наблюдения в высоковольтном электронном микроскопе и применение иммунофлуоресцентной методики. Ни то ни другое в нашей стране в цитологии растений не применяется, и мы остаемся в стороне от разработки этих важнейших проблем.

Среди других симпозиумов, обсуждавших проблемы молекулярной биологии и ультраструктуры клетки, заслуживают внимания симпозиумы, посвященные клеточным органеллам и дифференциации клеток. Рассматривались вопросы механизма деления хлоропластов, роль вакуолей, структура и функция различных идиобластов, белковых тел; значительная часть докладов была посвящена ультраструктуре клеток, участвующих в процессе оплодотворения. Следует отметить, что при интенсивном развитии исследований в области ультраструктуры растительных тканей именно репродуктивная сфера остается областью, в которой еще очень много нерешенных проблем, требующих применения этого современного метода. Наибольший интерес исследователей сосредоточен сейчас на самом процессе оплодотворения, включая передвижение спермиев в пыльцевых трубках, подготовку поверхности рылец к приему пыльцы, выход спермиев в зону между центральной клеткой и яйцеклеткой и слияние половых клеток.

Проблема межклеточных связей продолжает оставаться актуальной, что отразилось и в программе конгресса. Были представлены новые модели структуры плазмодесм и обсуждены предполагаемые механизмы транспорта по плазмодесмам. Внимание концентрируется на структуре так называемой шейковой области плазмодесм и ее сфинктерной активности. Сообщались новые данные о возникновении вторичных плазмодесм в зоне контакта тканей прививочных компонентов, химерных тканей и в местах контакта тканей хозяина и паразита. В целом структурно-функциональным взаимоотношениям организмов при симбиозе и паразитизме в современных исследованиях уделяется очень много места.

Данные сравнительного изучения ультраструктуры клеток различных групп эукариотных и прокариотных организмов позволяют в настоящее время подойти к созданию целостного представления об эволюции эукариотической клетки, что было продемонстрировано в обзорном докладе доктора **T. Cavalier-Smith** (Великобритания), развивающем симбиотическую гипотезу происхождения клетки эукариотов.

Проблемы функциональной анатомии проводящей и секреторной систем растения были предметом обсуждения на нескольких симпозиумах: «Структура и развитие элементов ксилемы», «Ситовидные элементы: состояние наших знаний через 150 лет после открытия Хартинга», «Интегративная функция сосудистой системы растений». И хотя эти симпозиумы прошли успешно и было представлено много нового материала, думается, что функциональная анатомия могла быть на конгрессе показана значительно шире. В связи с этим особое сожаление вызывает недостаточное представительство на конгрессе советских анатомов, интенсивно развивающих это направление.

Современное состояние структурной ботаники характеризуется многоплановостью исследовательских работ, изучением разных уровней структуры, применением различных подходов. В совместном докладе **B. Zagorska-Marek** (ПНР) и **P. B. Tomlinson** (США) показаны различия в общей конструкции проводящей системы у хвойных, дву- и однодольных растений, вскрыта связь структуры проводящего аппарата с филотаксисом и отмечено значение данных по анатомии проводящей системы для характеристики этих главных групп семенных растений. Из других признаков, имеющих значение для систематики, на этом симпозиуме обсуждались: структура устьиц, гидатод, флоральных и экстрафлоральных нектарников (N. Wilkinson, E. Smets), кутикулы и эпикутикулярного воска (D. Culter, W. Barthlott), ультраструктура пластид ситовидных элементов (H.-D. Behnke).

Капитальный анализ данных по эмбриологии почти всех главных групп цветковых растений в связи с использованием эмбриологических признаков в систематике представил в своем докладе известный индийский ботаник **R. N. Kapil**. Он пришел к выводу, что анализ признаков строения пыльника, пыльцы, семяпочки, зародышевого мешка, особенностей процесса оплодотворения, эндосперма и семени, равным образом как и сравнение их тонкой структуры, подтверждает представление о монофилетичности покрытосеменных. Эволюционные аспекты морфогенеза составили существенный и очень интересный раздел работы секции «Структурная ботаника». Сравнение особенностей морфогенеза цветка и его органов в отдельных группах растений используется в качестве основного методологического подхода в работах по эволюционной морфологии цветка. Этой проблеме был посвящен ряд докладов: **R. Sattler** (Канада) — «Динамический мультиразмерный подход к морфологии цветка», **N. Uhl** (США) — «Онтогенез цветка у пальм», **C. Erbar** (ФРГ) — «Особенности развития цветка и их значение для систематики», **B. Kirchoff** (США) — «Онтогения цветка и эволюция в Zingiberales», **D. Medan** (Аргентина) — «Онтогенез гинецея у *Rhamnaceae* (сравнительное изучение)» и др.

Несколько симпозиумов было посвящено онтогенетическому изучению и других органов растений — листьев, стебля, корня, семязачатка и семени. Среди докладов о семязачатке и семени выделяется сообщение индийских ученых **N. Bhandari** и **P. Chitralekha**, касающееся формирования клеточных стенок в свободноядерном зародышевом мешке. Работа, выполненная на высоком методическом уровне, с использованием трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии, по-видимому, закрывает наконец проблему перехода от ценоцитного к клеточному зародышевому мешку.

В целом работа секции «Структурная ботаника» должна быть оценена очень высоко. Программа составлена с учетом современных задач в изучении структуры и охватывала все направления исследовательских работ в данной области. Среди участников на этой секции были многие крупнейшие морфологи мира. К сожалению, советская структурная ботаника, имеющая свои достижения, была представлена на конгрессе крайне слабо — всего 3 специалистами в составе группы научного туризма. Все они выступали с докладами. **М. Ф. Данилова** являлась организатором симпозиума «Структура и систематика высших растений» и его председателем, сделала доклад «Анатомические признаки семян однодольных» на том же симпозиуме, **Т. Б. Батыгина** выступила с докладом «Новое представление о бесполом размножении у цветковых растений (в свете экспериментальных данных)» (симпозиум «Критические точки в генеративном цикле сосудистых растений»), на симпозиуме «Современные достижения в анатомии древесины» сделал доклад «Гистохимический анализ кинетики роста у хвойных» **Е. А. Ваганов**.

Секция 5. Систематика и эволюция растений

Обилие докладов по систематике и эволюции растений (на 48 симпозиумах этой секции было заслушано 390 устных и 212 стендовых докладов) свидетельствует о возрастающем во всем мире интересе к систематике, филогении и палеонтологической истории растений. На специальных симпозиумах обсуждались вопросы ультраструктуры и систематики грибов и лишайников (последние рассматривались как лихенизированные грибы), много докладов было посвящено ультраструктуре и систематике водорослей, не один симпозиум рассматривал проблемы систематики и биологии папоротников и других низших сосудистых растений. В частности, 10 докладов было сделано по хемосистематике папоротников. Но главное место в программе секции занимали вопросы систематики, морфологии, ультраструктуры, палеоботаники и географии цветковых растений.

Ряд симпозиумов показал эффективность мультидисциплинарного подхода к изучению отдельных семейств цветковых растений (*Annonaceae*, *Papaveraceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Araceae* и *Orchidaceae*).

В память о трагически погибшем крупном голландском ботанике R. Dahlgren был проведен симпозиум о естественной системе двудольных растений. На этом симпозиуме **А. Л. Тахтаджян** сделал доклад «О времени возникновения и первичном распространении цветковых растений».

Палеоботанические симпозиумы также занимали видное место в программе конгресса. Они охватывали все группы растительного мира, в том числе водоросли, что свидетельствует о заметном возрождении палеоботанических исследований.

На конгрессе особое значение придавалось различным аспектам ботанического и фитохимического изучения культурных, а также лекарственных и ядовитых растений тропиков. В эту секцию были включены и симпозиумы по палинологии, это объясняется тем, что изучение спор и пыльцы, как правило, связывается с вопросами систематики и эволюции.

Очень заметное место занимали симпозиумы по хемотаксономии, в частности значению нуклеиновых кислот, протеинов, алкалоидов и флавоноидов. Наконец, программа симпозиумов включала вопросы кариосистематики и биосистематики.

Из докладов на симпозиумах этой секции следует особенно отметить следующие: **T. Cavalier-Smith** — «О происхождении царства растений», **T. N. Taylor** (США) — «Палеоботаника и происхождение наземных растений», **W. H. Wagner** (США) — «Папоротники карбона», **D. Edvards** (Великобритания) — «О некоторых аспектах систематики ранних наземных растений». Очень интересный доклад сделал известный палеоботаник из США **D. L. Dilcher** — «Репродукция ранних покрытосеменных».

Советские участники конгресса представили на этой секции 3 стендовых доклада: **Э. Ц. Габриэлян** — «Фитогеографический и морфологический анализ видов рода *Merendera* в связи с эволюцией рода», **В. И. Парфенов** — «Роль флавоноидных соединений в эволюции покрытосеменных растений» и **С. С. Харкевич** — «Некоторые направления параллельной эволюции и географическое распространение родов *Ribes*, *Grossularia*, *Saxifraga*, *Chrysosplenium*». Устный доклад «Мультидисциплинарный подход к систематике *Uredinales*» (симпозиум «Структура и систематика *Heterobasidiomycetes*») сделала **З. М. Азбукина.**

Секция 6. Экологическая ботаника

Очень разносторонней была секция «Экологическая ботаника» (Environmental botany). Она оказалась самой крупной как по числу симпозиумов, так и по числу докладов (405 устных и 270 стендовых), что неудивительно в наш век экологии. К сожалению, в работе этой секции участвовали только 3 советских ботаника, поэтому трудно дать ее полный обзор. Советские ученые были участниками 3 симпозиумов. Г. Ш. Нахуцришвили был организатором и председателем симпозиума «Сравнительная экология высокогорных и арктических областей», **В. В. Мазинг** сделал доклад «Заносные растения Прибалтики» на симпозиуме «Заносные растения в естественных и полуестественных растительных сообществах», **Л. И. Малышев** на симпозиуме «Количественные аспекты в распространении растений» выступил с докладом «Количественный анализ флор».

Большое число симпозиумов было посвящено проблемам охраны растений. В докладах, с которыми выступали ботаники, изучающие проблемы охраны окружающей среды, звучала озабоченность состоянием лесов, особенно тропических. В этой связи хотелось бы обратить внимание на состояние наших лесов, сохранение тайги, которая сегодня варварски разрушается.

На ряде симпозиумов обсуждались вопросы экологии опыления растений, экологии прорастания дикорастущих растений, реакции различных видов растений на увеличение концентрации CO_2, изменения дикорастущей флоры в агрофитоценозах, симбиоза и паразитизма у высших растений.

Программа конгресса включала также «Общие симпозиумы и сессии» (General symposia and session).

Наибольший интерес в этом разделе программы конгресса вызвал доклад выдающегося американского ботаника **G. L. Stebbins** — «Молекулярная биология и эволюционный синтез:

революция в мышлении». Он является одним из создателей синтетической теории эволюции, и его доклад воспринимается как новый вклад в эту теорию. Философский характер носил также доклад **G. Vollmer** — «Хаос и порядок в природе: границы детерминизма в биологии».

Симпозиум «История ботаники» был организован почетным президентом конгресса F. A. Stafleu. На этом симпозиуме с докладом «Интересные страницы истории украинской ботаники» выступил **К. М. Сытник.**

Очень интересными были симпозиумы «Методы и техника в структурной ботанике», «Успехи ультраструктурной технологии», «Новые биофизические методы в физиологии растений» и особенно симпозиум «ЭВМ в ботанике: информационные системы». Здесь рассматривались вопросы применения компьютеров в систематике, флористике, картографии, организации гербариев, библиографии. Американский ученый **J. S. Olsen** сделал доклад об использовании компьютера для анализа изменений, происходящих в лесах и других экосистемах. Успехи, связанные с применением математических методов и ЭВМ в ботанике и ботанических исследованиях, достигнуты в основном учеными США, Великобритании и Австралии.

Фильмы и выставки

Международное общество ботаников, осознавая свои задачи и проявляя озабоченность, связанную с защитой окружающей среды, разработало программу пропаганды ботанических знаний. Эта программа включает создание научных и научно-популярных фильмов. На конгрессе было показано около 50 фильмов. Специально для XIV МБК был снят западногерманскими кинематографистами 2-серийный фильм «Леса должны жить!», а также фильм «Ботанические сады». Из научных фильмов большой интерес вызвали: «Препарационная техника палеоботаники», «Межклеточное движение протоплазмы в нуцеллусе и эндосперме в период эмбриогенеза», «ЭВМ в ботанике», «Двойное оплодотворение у водных растений», «Рост пыльцевой трубки» и многие другие. Институт всемирного исследования в области образования и науки (Institut für Weltkunde in Bildung und Forschung, Гамбург) раздал карточки-запросы, по которым любая организация, любая школа в мире могут бесплатно получить для демонстрации копии или видеокассеты научных фильмов, при этом оплачиваются только необходимые почтовые расходы.

К началу XIV МБК все крупнейшие издательства мира подготовили выставки своих научных книг. Проспекты этих издательств раздавались бесплатно. Цены на большинство уникальных научных книг очень высокие, но издательства идут на их снижение, если заинтересованная страна будет закупать достаточное количество изданий.

Интересной была выставка современных приборов, применяемых в ботанических исследованиях, организованная научным обществом «Космическая биология растений» в союзе с западногерманскими фирмами. На выставке была представлена разнообразная компьютерная техника, обеспечивающая как графическое изображение растений, так и хроматографический анализ химических продуктов и др.

Традиционно перед началом работы Международных ботанических конгрессов проходят заседания Номенклатурной секции. На XIV МБК, к сожалению, советские ботаники смогли принять участие только в последнем заседании этой секции (А. Л. Тахтаджян и Э. Ц. Габриэлян), из-за того что они приехали на конгресс 23 июля.

28 июля Тахтаджян участвовал в заседании группы советников по охране растений (The plant advisory group) Международного союза по охране природы и природных ресурсов (International union for conservation of nature and natural resources). Большое внимание на этом заседании было уделено охране и размножению хозяйственно ценных растений. Профессор J. G. Hawkes из Бирмингемского университета (Великобритания) — специалист по картофелю — предложил для обсуждения брошюру, в которой содержались основные положения по охране сельскохозяйственных растений. Им разработаны критерии оценки хозяйственно важных растений по созданной им же шкале. Он предложил также большой список советников и сотрудников из разных стран мира. К сожалению, из Советского Союза он включил только С. П. Вассера (Киев) и А. Л. Тахтаджяна. Было принято предложение Тахтаджяна расширить список советских участников.

Заседание группы советников по охране растений происходило в Ботаническом музее

Берлин-Далем. Экспозиции музея были закрыты на реконструкцию и удалось осмотреть только Гербарий музея и Ботанический сад. Гербарий содержится в образцовом порядке. Монтаж коллекций осуществляется приклеиванием каплями быстросохнущего синтетического клея. Для борьбы с насекомыми-вредителями вместо химических пестицидов или сильного нагревания применяется кратковременное (2—3 дня) содержание пачек с пораженными растениями в холодильниках при температуре не выше —20 °С. В 1987 г. предполагалось размещение гербария в компактерах в специальном двухэтажном подземном помещении, безопасном от огня и ударов.

Ботанический сад Берлин-Далем — один из старейших в Европе (ему более 300 лет). На 42 га там произрастает около 18 тыс. видов цветковых растений и папоротников. Здесь представлены растительные формации умеренных зон обоих полушарий, а также Южной Африки, Центральной и Южной Америки. Помимо научной, Ботанический сад ведет большую просветительскую работу. Специальные учебные посадки зерновых, кормовых, овощных, лекарственных и диких растений различных климатических зон дают для сравнения и запоминания, может быть, даже больше, чем любые учебные пособия.

Выводы и предложения

Основной вывод, который можно сделать, — это необходимость большего представительства советских участников на Международных ботанических конгрессах. Наша делегация, к сожалению, была очень малочисленной, вдвое меньше китайской (52 делегата) и в несколько десятков раз меньше, чем делегация США (последняя включала 586 докладчиков и около 200 молодых ученых и студентов для знакомства с новейшими достижениями ботанической науки).

Если нам трудно в настоящее время посылать несколько сот делегатов или молодых ученых и студентов, то во всяком случае на следующий ботанический конгресс (Токио, 1993 г.) надо послать не менее 100 делегатов и по меньшей мере столько же молодых ученых и студентов.

Другой вывод, который также напрашивается, — это абсолютная необходимость знания того языка, который является рабочим на конгрессе (как правило, английский). Все или почти все делегаты, приехавшие из развивающихся стран, а также из Китая, Японии и западноевропейских стран, в достаточной степени владели английским языком. К сожалению, нельзя того же сказать о всех советских делегатах — некоторые из них могли только читать доклады, но затруднялись понимать вопросы и отвечать на них. Поэтому необходимо в будущем обращать особое внимание на достаточное знание языка и на умение воспринимать доклады на слух.

Оценивая XIV Международный ботанический конгресс в целом, нельзя не отметить прекрасную его организацию. Конгресс проходил в Международном конгрессном центре, идеально приспособленном для проведения даже очень многолюдных конгрессов. Хорошо была продумана научная программа конгресса. Она отражала все основные проблемы ботаники — как фундаментальные, так и прикладные — и достаточно полно освещала современное состояние ботанической науки.

Единственное, в чем можно упрекнуть составителей программы, — это в чрезмерно большом количестве симпозиумов и докладов; некоторые можно было без ущерба объединить, что дало бы возможность участникам конгресса полнее ознакомиться с его работой.

Р. Г. Бутенко, Э. Ц. Габриэлян, М. Ф. Данилова,
В. В. Рощина, К. М. Сытник, А. Л. Тахтаджян.

Институт физиологии растений АН СССР,
Москва,
Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт фотосинтеза и почвоведения АН СССР,
Пущино,
Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 18 II 1988.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: Обзорные статьи, Оригинальные статьи, Сообщения, Систематические обзоры и новые таксоны, Флористические находки, Охрана растительного мира, Методика ботанических исследований, Числа хромосом, Юбилеи и даты, Потери науки, Критика и библиография, Хроника, Информация о деятельности ВБО, Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание, членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения, в котором выполнена работа.

3. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20, для сообщений — 15, в разделе Критика и библиография — не более 5—6 с. В этот объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской 1 и букв II и III, обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху а прописные — двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{О}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{о}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при

повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИНа и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: . . .указывал еще В. Л. Комаров (1909) и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: . . .как прежде указывалось (Комаров, 1909) или в случае указания страниц (Комаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: . . .указывал еще A. Engler (1909) или . . .как прежде указывалось (Engler, 1909). Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаева, 1978; Стариков, Бублин, 1980). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников, даваемом в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература» и оформляется согласно ГОСТам.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилия, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, инициалы, заглавие статьи, точка, тире, название журнала, год, номер тома и выпуска (арабскими цифрами), число страниц (от—до). Например: Дорофеев П. И. Плоды Trapella (Trapellaceae) из неогена СССР // Бот. журн., 1983. Т. 68, № 7. С. 883—888.

Для книг приводятся фамилии и инициалы автора, полное название книги, место издания и издательство, число страниц (всего). Например: Исаченко А. Г. Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 264 с.

Ссылки на Труды, Тезисы и коллективные монографии даются так: Пылаева И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всес. совещ. Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом: Сподобцева Н. И. Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 20 с.

12. Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово таблица сокращается, например: табл. 2.

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Рисунки в тексте нумеруются арабскими цифрами в порядке первого упоминания их в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.); таблицы на вклейках нумеруются римскими цифрами.

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к таблицам-вклейкам, рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно название статьи, фамилии авторов и текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь УДК, аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме и аннотации определяется объемом статьи, но он не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи за исключением хроникальных и рецензий следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатания статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

CONTENTS

Page

Andronova N. N. Comparative embryology of *Loganiaceae* and *Rubiaceae* 937

Chupov V. S., Nemirovich-Danchenko E. N. Morphological and anatomical features of seeds in members of some groups of monocotyledons in connection with their systematics 952

Kosenko V. N., Levichev I. G. Pollen morphology in the genera *Gagea* and *Lloydia* (*Liliaceae*) 965

Jakovleva O. V. Slime cells of the leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data) 977

COMMUNICATIONS 988

Orlova T. Yu. On the aperture formation in members of the genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) 988

Makryi T. V. Taxonomic composition and structure of lichen flora of the Baikalsky mountain range 990

Stepanovich I. M. On the Corynephoretum canescentis and Koelerietum glaucae communities in the Viliya river basin (the Byelorussian SSR) 998

Voronkova N. M., Vaskovskaya N. G. Leaf respiration in woody plants from the south of the Primorye Territory 1011

Shuvalova N. P. On the difference in the rate of CO_2-gas exchange in leaves of *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) under short day conditions and continuous illumination 1017

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1022

Averyanov L. V. Three new species of the orchids (*Orchidaceae*) from Vietnam 1022

FLORISTIC FINDINGS 1026

Nikolin E. G., Petrovsky V. V. *Saxifraga lyallii* (*Saxifragaceae*) — a new species for the flora of the USSR 1026

Vekhov N. V. New data on the distribution of *Potamogeton pectinatus* and *Utricularia vulgaris* in the arctic Yakutiya 1027

Kurbanov D. Two new species for the flora of the Middle Asia from North-Western Kopetdagh 1029

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 1030

Snigirevskaya N. S., Matsenko G. P., Shendrik T. G. The application of scanning electron microscopy in palaeobotanical study of the Lower Carboniferous coals with special reference to the Novomoskovskoye field, the Western part of Donbass 1030

OBITUARIES 1034

Gamaley Yu. V., Danilova M. F., Miroslavov E. A., Chavchavadze E. S., Kobak K. I., Lairand N. I. Andrey Alexeyevich Yatsenko-Khmelevsky (1909—1987) 1034

Sobolevskaya K. A. Zoya Petrovna Savkina (1910—1986) 1045

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1050

Fyodorova I. T., Sumerina I. K. *F. White.* The vegetation of Africa. 1983 1050

CHRONICLE 1060

Butenko R. G., Gabrielian E. Ts., Danilova M. F., Roshchina V. V., Sytnik K. M., Takhtajan A. L. The XIVth International Botanical Congress (24 VII—1 VIII 1987, West Berlin) 1060

RULS FOR THE AUTHORS 1069

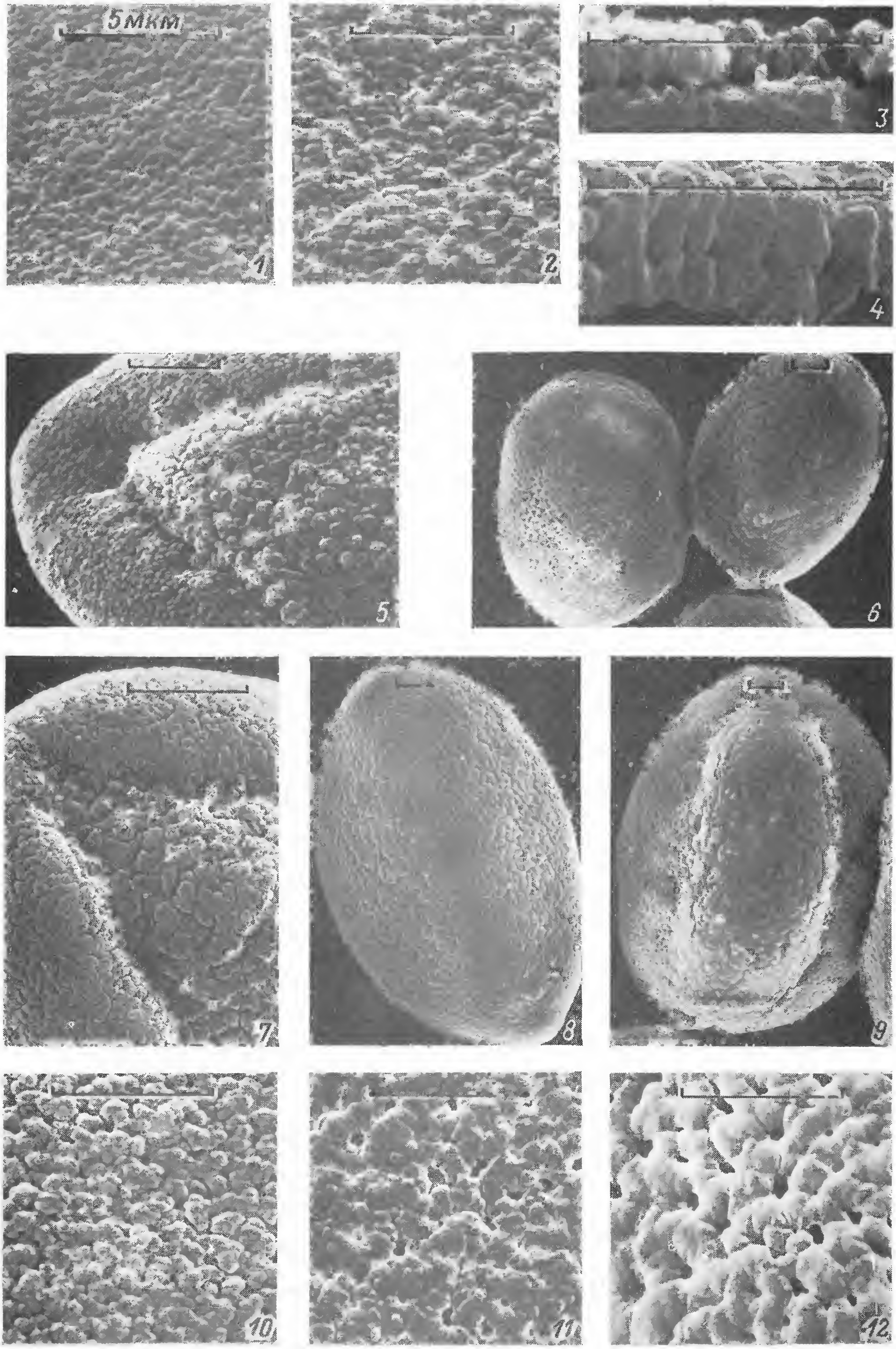


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Gagea*.

1 — *G. lutea*; *2* — *G. chanae*; *3—5* — *G. eximia*; *6* — *G. turkestanica*; *4, 7, 8, 12* — *G. emarginata*; *9, 10* — *G. graminifolia*; *11* — *G. dschungarica*. *1, 2* — мелкобугорчатая экзина; *3, 4* — сколы через оболочку пыльцевого зерна; *5, 7* — заостренный конец борозды; *6* — общий вид пыльцевых зерен; *8* — проксимальная сторона; *9* — дистальная сторона; *10—12* — мелкосетчатая экзина.

К с. 967

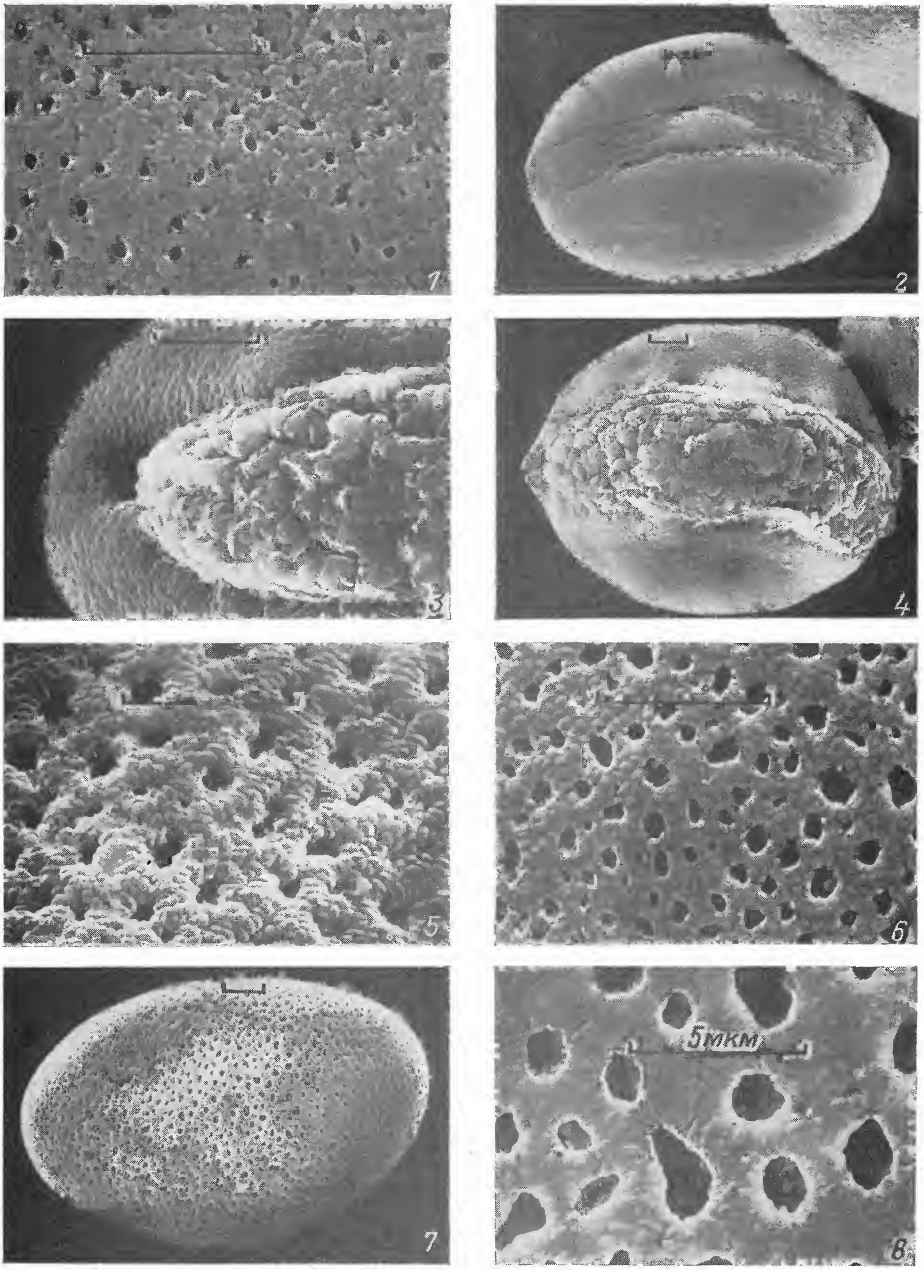


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Gagea*.

1, *2* — *G. tenuifolia*; *3*—*5* — *G. reticulata*; *6* — *G. axialis*; *7*, *8* — *G. divaricata*. *1*, *6* — мелкосетчатая экзина; *2*, *4* — дистальная сторона; *3* — закругленный конец борозды со складчатой мембраной; *5*, *8* — сетчатая экзина с многорядными стенками ячей; *7* — проксимальная сторона.

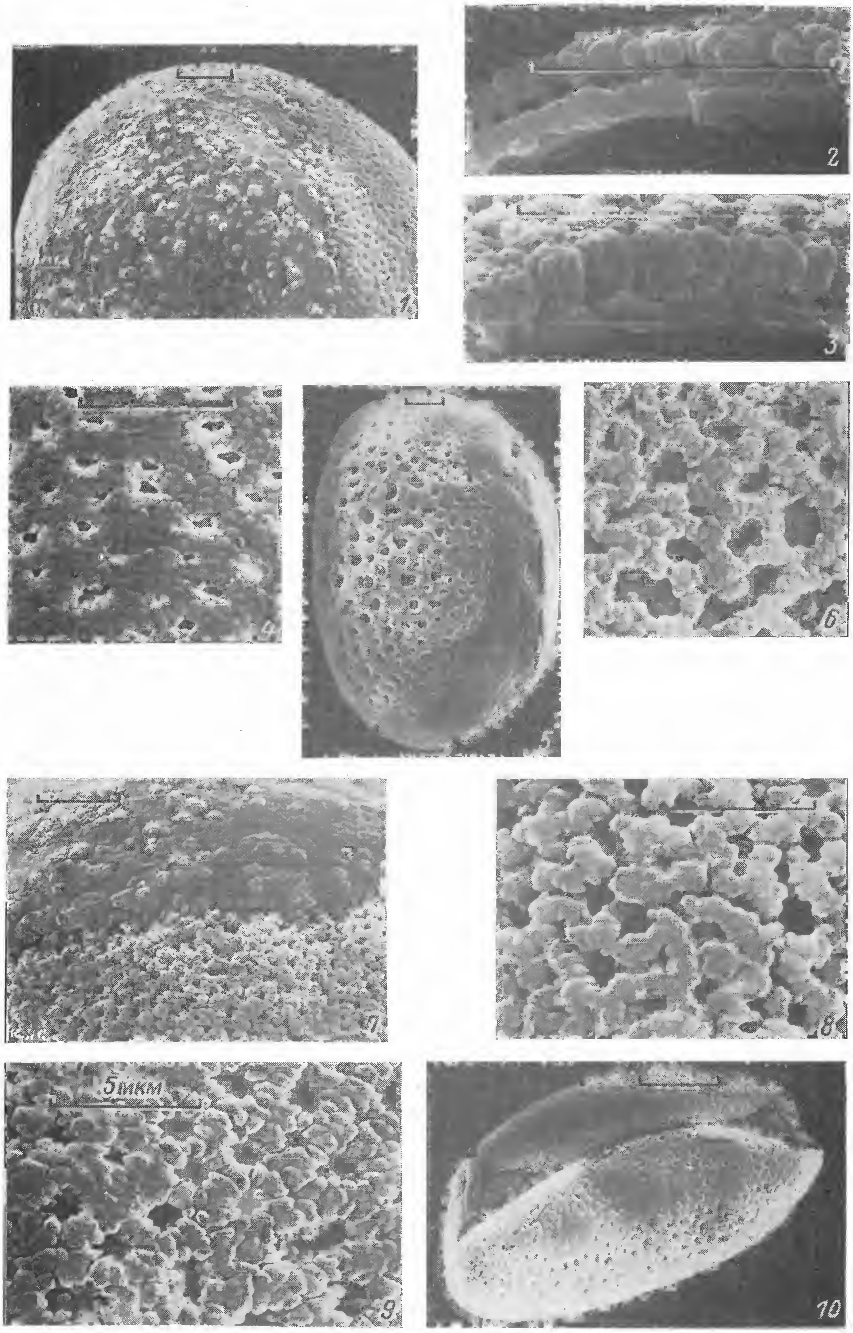


Таблица III. Пыльцевые зерна видов рода *Gagea.*

1 — *G. bulbifera*; *2* — *G. vegeta*; *3* — *G. caroli-kochii*; *4*, *5* — *G. incrustata*; *6* — *G. lloydioides*; *7*, *8* — *G. ferganica*; *9*, *10* — *G. confusa*. *1*, *7* — бугорчатая скульптура бороздной мембраны; *2*, *3* — сколы через оболочку пыльцевого зерна; *4* — мелкосетчатая экзина; *5*, *10* — общий вид пыльцевого зерна; *6*, *8*, *9* — сетчатая экзина с однорядными стенками ячей.

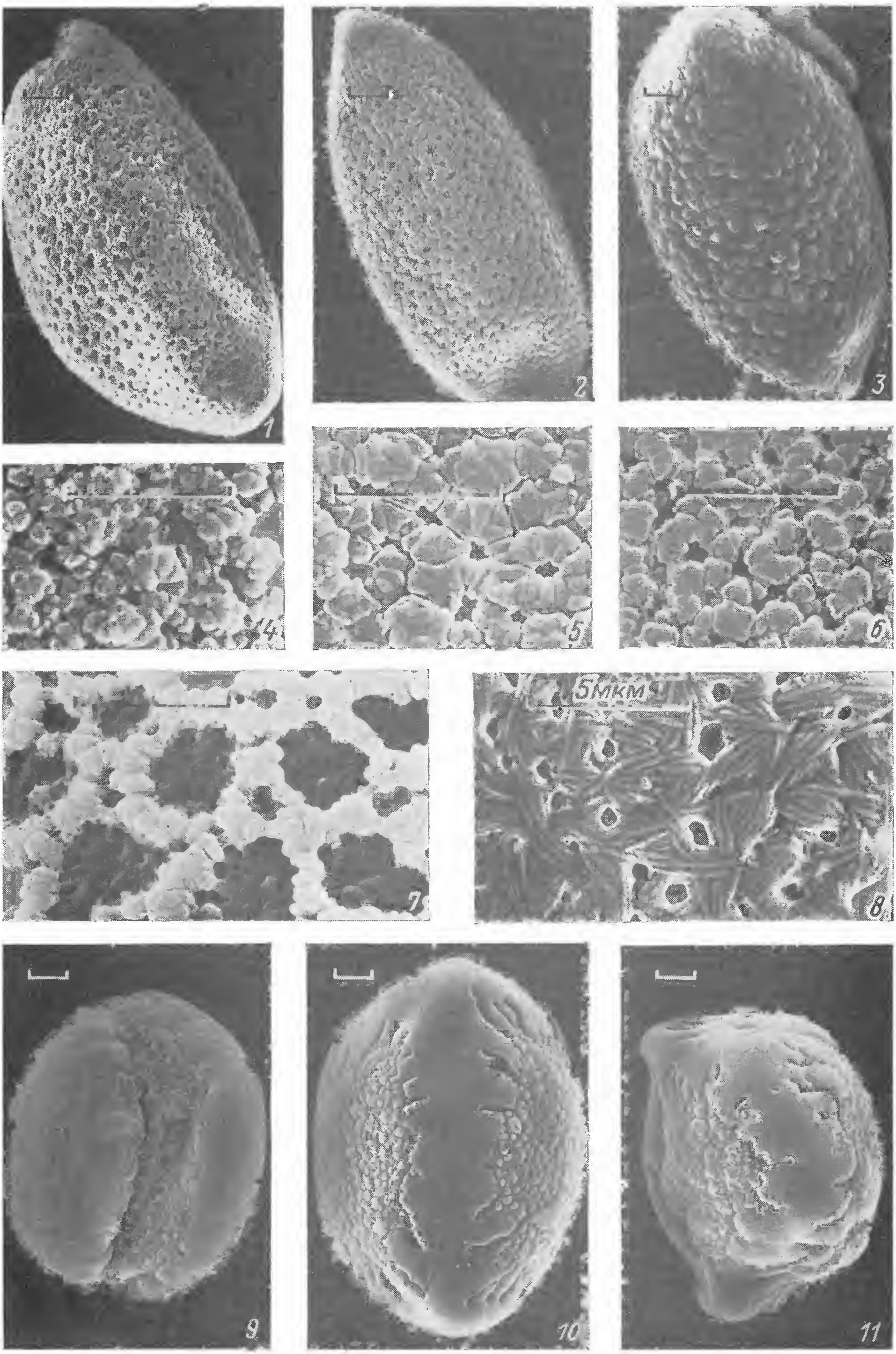


Таблица IV. Пыльцевые зерна видов родов *Gagea*, *Lloydia* и *Tulipa*.

1 — *G. aberrans*; *2* — *G. paniculata*; *3—5* — *G. dubia*; *6* — *L. serotina*; *7* — *L. tibetica*; *8* — *T. biebersteiniana*; *9* — *T. praestans*; *10*, *11* — *T. subqunnquefolia*. *1—3* — проксимальная сторона; *4* — бугорчатая экзина; *5*, *6* — мелкосетчатая экзина; *7* — крупносетчатая экзина с однорядными стенками ячей; *8* — мелкосетчато-струйчатая экзина; *9* — 1-бороздное пыльцевое зерно; *10*, *11* — 3-апертурные пыльцевые зерна.

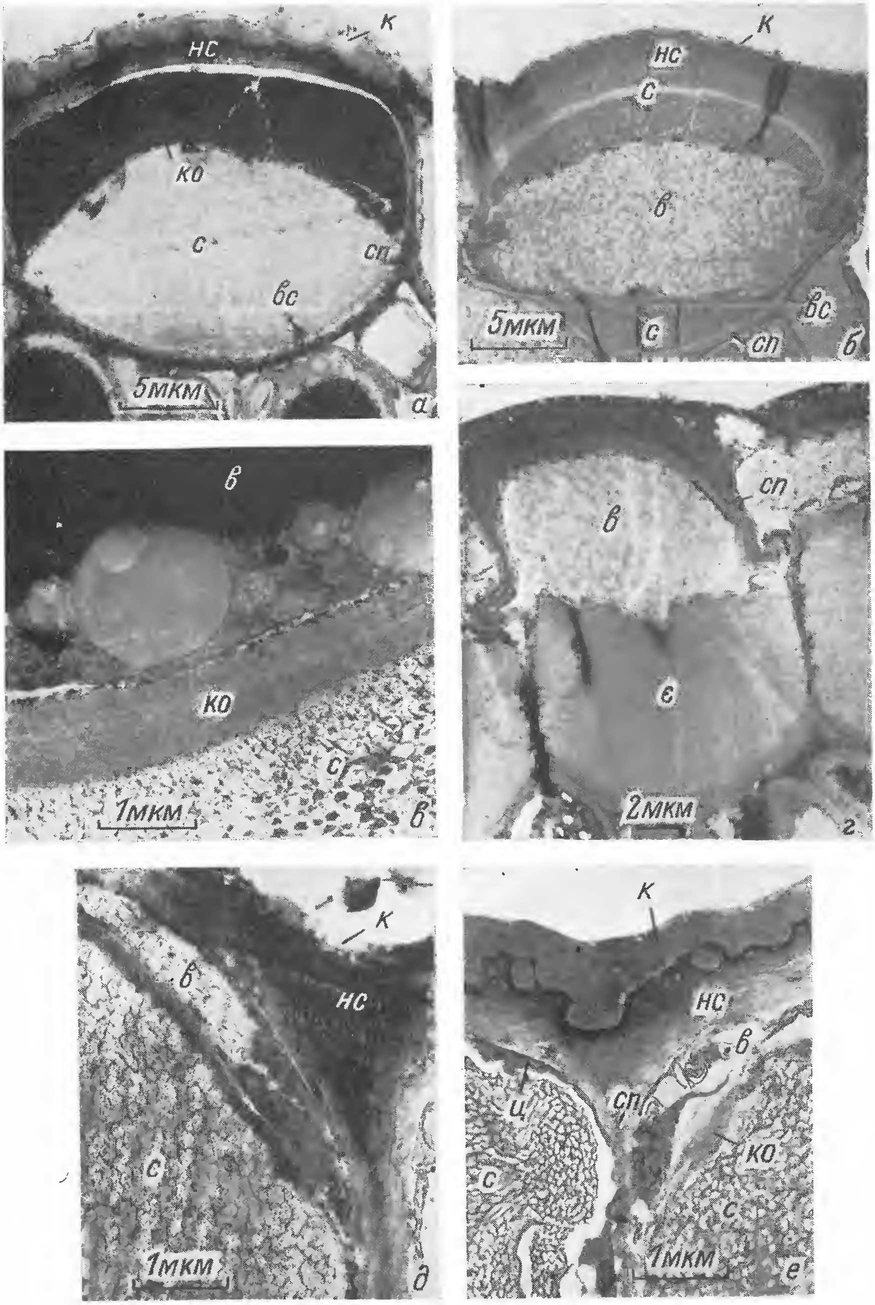


Таблица I.

а — слизевая клетка первого типа у *Acer platanoides*, вакуоль заполнена темным осмиофильным веществом; *б* — то же первого типа у *Salix alba*, слизь сосредоточена с двух сторон цитоплазмы, вакуоль с хлопьевидным веществом; *в* — фрагмент слизевой клетки первого типа у *Loiseleuria procumbens*, цитоплазма отделена от слизи клеточной стенкой; *г* — слизевая клетка первого типа у *Antiaris toxicaria*, вакуоль крупная с хлопьевидным веществом; *д* — то же первого типа у *Frangula alnus*, вакуоль со слизью, видна клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи; *е* — граница между двумя слизевыми клетками первого типа у *Tilia cordata*, одна клетка без вакуоли, другая с остатками вакуоли. *в* — вакуоль; *вс* — внутренняя стенка клетки; *к* — кутикула; *ко* — клеточная оболочка, отделяющая цитоплазму от слизи; *нс* — наружная клеточная стенка; *с* — слизь; *сп* — срединная пластинка; *ц* — цитоплазма.

К с. 980

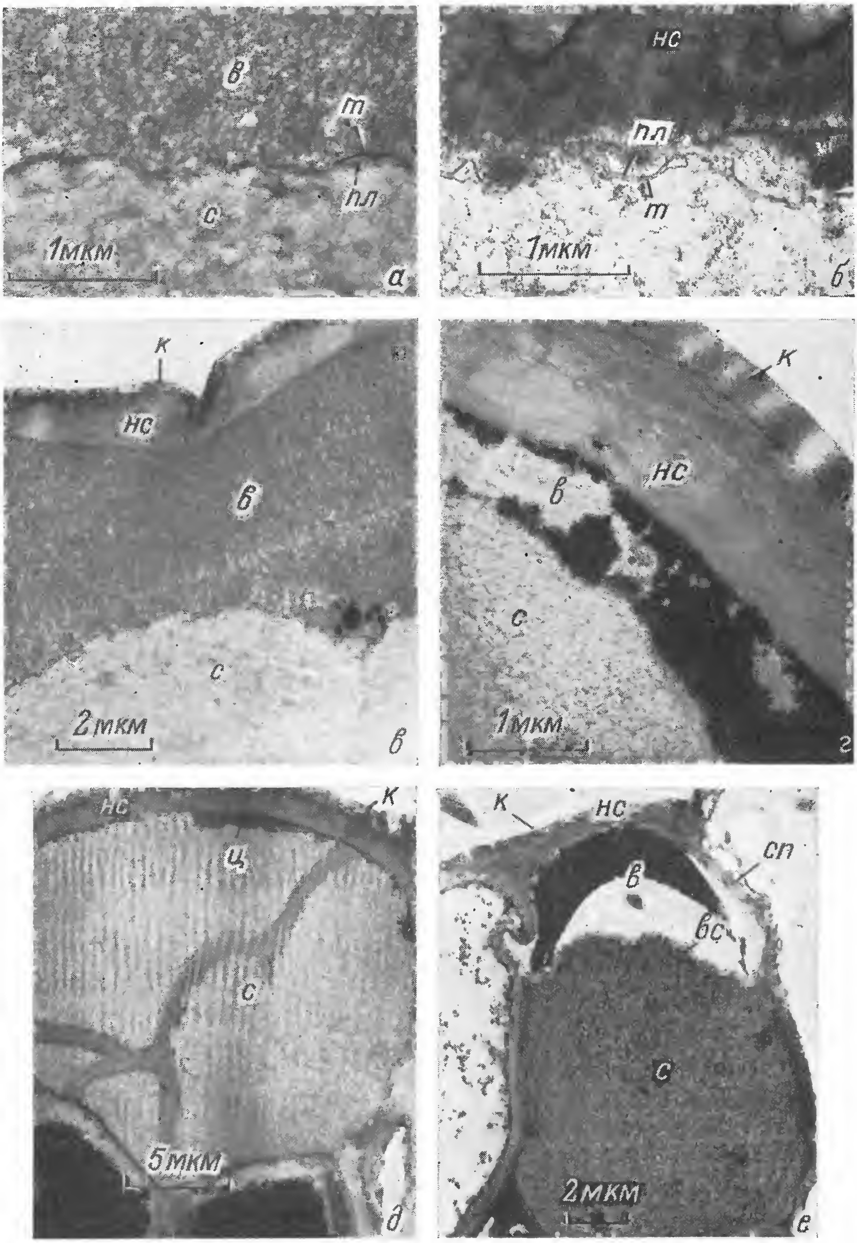


Таблица II.

а — фрагмент слизевой клетки первого типа у *Theobroma cacao*, тесный контакт тонопласта и плазмалеммы; *б* — фрагмент апикальной части клетки *Salix alba*, тесный контакт тонопласта и плазмалеммы; *в* — слизевая клетка первого типа у *Theobroma cacao*, цитоплазма не отделена от слизи клеточной стенкой, вакуоль с хлопьевидным веществом; *г* — слизевая клетка первого типа у *Quercus robur*, вакуоль с темным осмиофильным веществом и слизью; *д* — слизевая клетка первого типа без вакуоли у *Quercus robur*, остатки цитоплазмы прижаты к наружной клеточной стенке; *е* — слизевая клетка второго типа у *Theobroma cacao*. *пл* — плазмалемма; *т* — тонопласт; *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения, как на табл. I.

К ст. Т. Ю. Орловой, с. 989

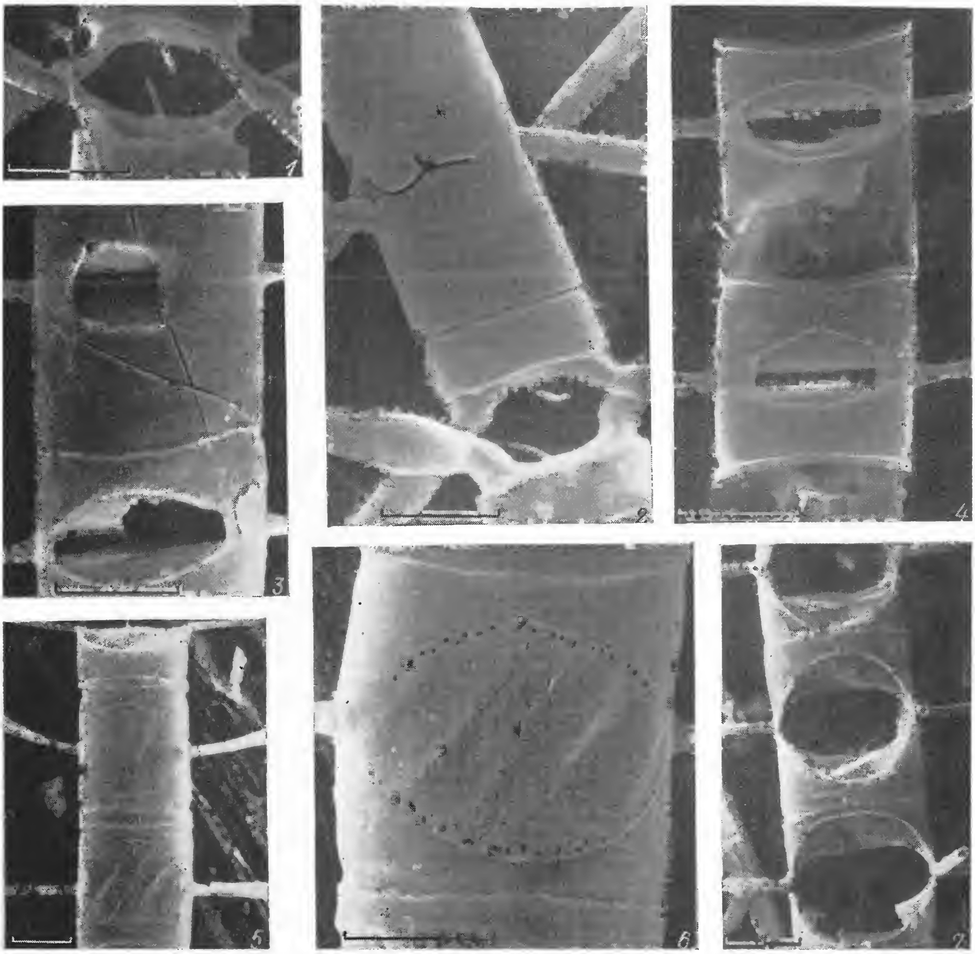


Таблица.

1, *2* — *Chaetoceros atlanticus*: *1* — интеркалярные створки и открытая апертура; *2* — разрыв участка материнского панциря, прикрывающего апертуру; *3*, *4* — *Chaetoceros decipiens*: *3* — часть цепочки клеток в период раскрытия апертур; *4* — апертуры, частично прикрытые остатками редуцированного материнского пояска; *5*—*7* — *Chaetoceros affinis*: *5* — часть цепочки с прикрытыми апертурами; *6* — кольцевая перфорация и трещины на поверхности остатка материнского панциря в пределах будущей апертуры; *7* — часть цепочки с открытыми апертурами. (СЭМ, *1*—*4* — шкала 20 мкм; *5*—*7* — 10 мкм).

К ст. Н. С. Снигиревской, Г. П. Маценко, Т. Г. Шендрик, с. 1032

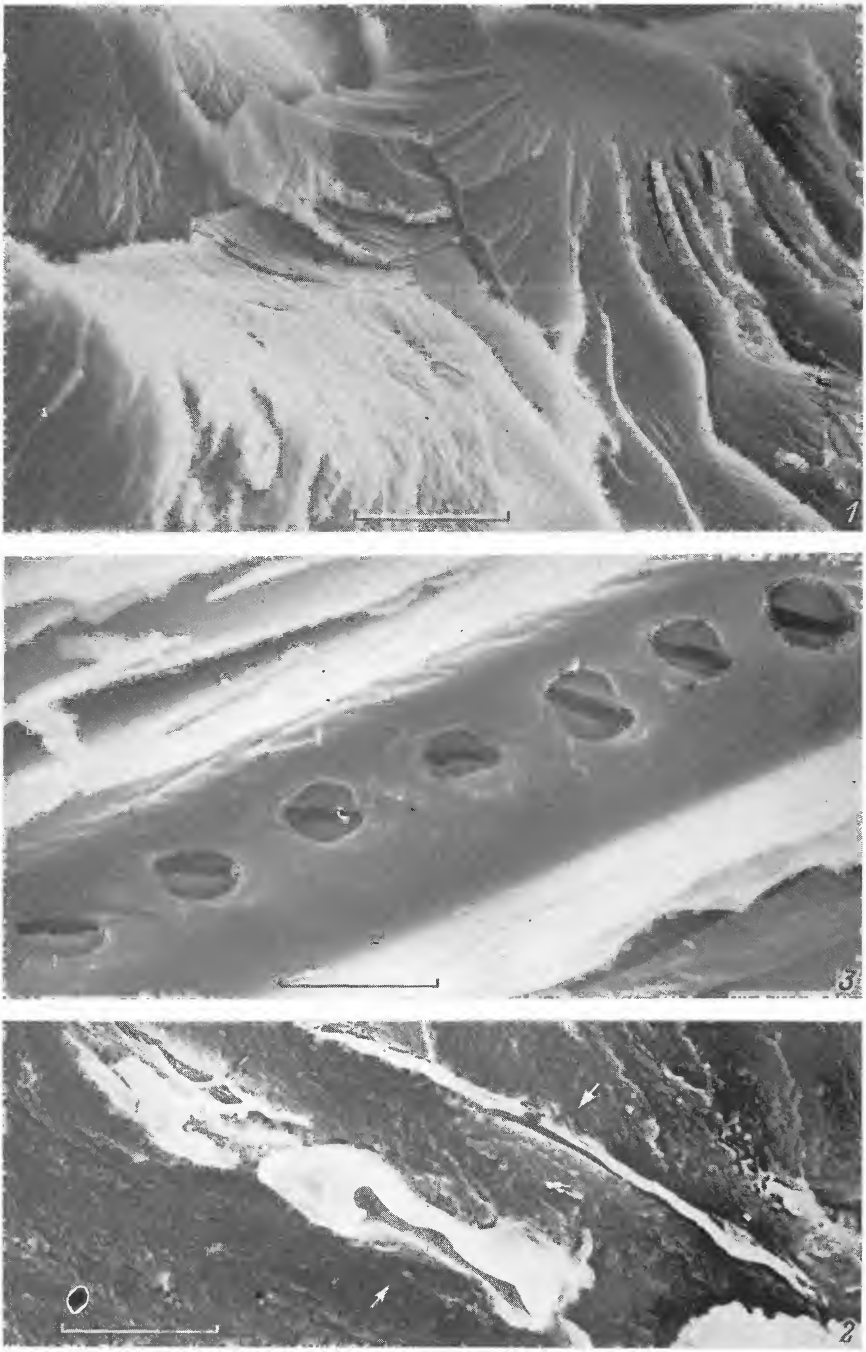


Таблица. Микроскопическое строение угля с растительными остатками (пласт $c^{в}_{10}$, Новомосковское месторождение).

1 — поверхность аморфного угля (витрен), сложенного гелифицированными растительными остатками; *2* — миоспоры (*стрелки направлены вниз*) и мегаспоры (*стрелка направлена вверх*) на вертикальной поверхности скола полублестящего угля; *3* — точечная трахеида в древесине семенного папоротника *Calamopitys* sp., сохранившейся в виде небольшого фрагмента волокнистого угля (фюзена) на горизонтальной поверхности скола через керн (скважина $7^{б}$, проба № 7, почва 5349). СЭМ, ×2000, масштабная линейка равна 10 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Андронова Н. Н. Сравнительная эмбриология семейств *Loganiaceae* и *Rubiaceae* . . . 937

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой 952

Косенко В. Н., Левичев И. Г. Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia* (*Liliaceae*) 965

Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) 977

СООБЩЕНИЯ 988

Орлова Т. Ю. К вопросу о формировании апертуры у представителей рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) 988

Макрый Т. В. Таксономический состав и структура лихенофлоры Байкальского хребта 990

Степанович И. М. О сообществах Corynephoretum canescentis и Koelerietum glaucae в бассейне реки Вилии (БССР) 993

Воронкова Н. М., Васьковская Н. Г. Дыхание листьев древесных растений юга Приморского края 1011

Шувалова Н. П. О различии в скорости CO_2-газообмена листьев у *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) на коротком дне и при непрерывном освещении 1017

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1022

Аверьянов Л. В. Три новых вида орхидных (*Orchidaceae*) из Вьетнама 1022

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1026

Николин Е. Г., Петровский В. В. *Saxifraga lyallii* (*Saxifragaceae*) — новый вид для флоры СССР 1026

Вехов Н. В. Новые данные о распространении *Potamogeton pectinatus* и *Utricularia vulgaris* в арктической Якутии 1027

Курбанов Д. Два новых вида для флоры Средней Азии из Северо-Западного Копетдага 1029

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1030

Снигиревская Н. С., Маценко Г. П., Шендрик Т. Г. Применение сканирующего электронного микроскопа при палеоботаническом изучении нижнекарбоновых каменных углей (на примере Новомосковского месторождения, Западный Донбасс) 1030

ПОТЕРИ НАУКИ 1034

Гамалей Ю. В., Данилова М. Ф., Мирославов Е. А., Чавчавадзе Е. С., Кобак К. И., Лайранд Н. И. Андрей Алексеевич Яценко-Хмелевский (1909—1987) 1034

Соболевская К. А. Зоя Петровна Савкина (1910—1986) 1045

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1050

Федорова И. Т., Сумерина И. Ю. *Ф. Уайт.* Растительность Африки. 1983 1050

ХРОНИКА 1060

Бутенко Р. Г., Габриэлян Э. Ц., Данилова М. Ф., Рощина В. В., Сытник К. М., Тахтаджян А. Л. XIV Международный ботанический конгресс (24 VII—1 VIII 1987 г., Западный Берлин) 1060

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ 1069

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1988, т. 73, 7, 937—1072